(Aus dem physiologischen Institut der königl. Universität Tübingen.)

Zur

Physiologie der quergestreiften Muskeln der Säugetiere.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

in der

Medizin, Chirurgie und Geburtshilfe

unter dem Präsidium

von

Professor **Dr. Paul von Grützner,**

o. ö. Professor der Physiologie, Vorstand des physiologischen Instituts Tübingen.

Der medizinischen Fakultät in Tübingen

vorgelegt von

Heinrich Fischer

aus Stuttgart.

Tübingen 1908.

Gedruckt mit Genehmigung der medizinischen Fakultät der Universität Tübingen.

Referent Professor Dr. von Grützner.

Oktober 1908.

Meinen lieben Eltern!

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547017_0138

Einleitung.

Wenn auch Ranvier[1]) schon im Jahre 1874 darauf hinwies, dass bei Kaninchen und Rochen anatomisch und physiologisch verschiedenartige Muskeln vorkommen, nämlich rote, langsam zuckende und weisse, schnelle, so macht sich trotzdem bis heute in der Literatur über diesen Stoff insofern ein Mangel geltend, als eingehendere Untersuchungen über Zuckungs- und Tetanusverlauf besonders auch bei verschiedenen Tieren fehlen; Paukul[2]) bildet zwar in seiner erst kürzlich erschienenen Arbeit verschiedene Zuckungskurven von weissen und roten Muskeln ab; es beziehen sich diese Untersuchungen aber doch nur auf das Kaninchen, nicht auf andere Warmblüter. Tetanuskurven von roten und weissen Kaninchenmuskeln haben bekanntlich schon früher Kronecker und Stirling[3]) in sorgfältiger Weise gezeichnet, doch muss man immerhin hervorheben, dass diese Kurven zu einer Zeit aufgenommen wurden, in der man noch nicht über so vorzügliche Myographien verfügte wie die heutigen, die jede Schleuderung und damit Entstellung der Kurven ausschliessen.

So bin ich denn sehr gern der Aufforderung meines hochverehrten Lehrers, Herrn Professor Dr. v. Grützner, gefolgt, die Bearbeitung vorliegenden Themas in Angriff zu nehmen. Die Ausführung der Arbeit geschah der Hauptsache nach im Wintersemester 1906/1907 im physiologischen Institut zu Tübingen. Hierbei wurde

---

1) L. Ranvier, De quelques faits relatifs à l'histologie et à la physiologie des muscles striés. Archives de Physiol. norm. et pathol. 1874 p. 1.

2) E. Paukul, Zuckungsformen von Kaninchenmuskeln verschiedener Farbe und Struktur. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1904 S. 100.

3) H. Kronecker und W. Stirling, Die Genesis des Tetanus. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1878 S. 1.

ich in liebenswürdiger Weise auch von Herrn Privatdozent Dr. Basler unterstützt, dem ich hierfür an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank ausspreche.

Historisches.

Bevor ich zur Beschreibung meiner eigenen Versuche und Resultate komme, ist es notwendig, einige schon gefundene Tatsachen kurz zusammenzufassen [1]).

Was zunächst das Stadium der Latenz anbetrifft, so fand Ranvier (in oben zitierter Arbeit) dasselbe für den weissen Muskel zu 0,012 Sek., für den roten dagegen zu 0,056 Sek., d. h. ca. $4^1/_2$ mal länger. Ausserdem findet sich in Ranvier's Leçons d'Anat. générale usw. [2]) auch noch eine zweite Angabe, wonach die Latenz des roten als 9mal so lang gefunden wurde als die des weissen. Zur Registrierung der Muskelbewegung benützte er seine sogenannte pince myographique [3]). Das Prinzip des Apparates ist kurz folgendes: Der Muskel wird zwischen zwei zugleich der Reizzuleitung dienenden Pelotten der Dicke nach fixiert. Die eine Pelotte befindet sich an einer Marey'schen Kapsel, durch welche die Veränderungen der Gestalt des Muskels auf eine zweite Schreibkapsel übertragen werden. Man erhält so eine Dickenkurve, keine Verkürzungskurve des Muskels.

Die nächste Arbeit, in welcher über die Latenz berichtet wird, ist diejenige von Kronecker und Stirling [4]) aus dem Jahre 1878. Sie enthält den folgenden Satz: „Abgesehen von der Dauer der latenten Reizung, welche Ranvier beim roten Muskel mehr als 4mal länger fand als beim weissen usw."; in der ganzen Arbeit ist jedoch nirgends zu ersehen, ob die genannten beiden Forscher das Latenzstadium ebenfalls untersucht und nachgeprüft haben.

---

1) Eine sehr gute Zusammenstellung fast sämtlicher bekannter Tatsachen über Physiologie und Anatomie der roten und weissen Muskeln findet sich bei E. Pankul, dessen Literaturangaben auch ich bei dieser Arbeit wesentlich benützte. Ich erwähne deshalb hier nur solches, was unmittelbar auf meine Versuche Bezug hat.

2) L. Ranvier, Leçons d'anatomie générale sur le système musculaire p. 210. Paris 1880.

3) E. J. Marey, Du mouvement dans les fonctions de la vie p. 262. Paris 1868.

4) Siehe deren Arbeit S. 11.

Als Tigerstedt[1]) im Jahre 1885 seine umfangreichen Untersuchungen über die Latenzdauer des Froschgastrocnemius unter verschiedenen Bedingungen anstellte, fielen ihm dabei gewisse Differenzen in der Latenzdauer auf, nämlich dass sie bei verschiedener Reizanordnung zeitweise ca. 0,005—0,01 Sek. betrug, dann aber wieder 0,05—0,06—0,1 Sek.; er glaubte, diesen Unterschied darauf zurückführen zu müssen, dass das eine Mal die von Grützner[2]) kurz vorher auch im Froschgastrocnemius gefundenen langsamen, durch längere Latenzdauer ausgezeichneten (den roten analogen) Fasern mehr gereizt wurden, das andere Mal mehr die schnellen (weissen). Es würden seiner Angabe nach die roten Fasern des Frosches eine ca. 5—10mal längere Latenzdauer haben als die weissen.

Nun erwähnt Paukul[3]) im Jahre 1904 bei der Zusammenstellung seiner Ergebnisse, dass das Stadium der Latenz beim roten wie beim weissen Muskel unter gleichen Bedingungen (bei isotonischer Belastung) ungefähr gleich sei, nämlich ca. 0,01 Sek., ohne jedoch irgend darauf hinzuweisen, welche Bedeutung dieser Fund hat, insbesondere dadurch, dass er im vollkommenen Widerspruch steht mit sämtlichen bisher vorliegenden Angaben und Annahmen, die sich, soweit sie das Kaninchen betreffen, augenscheinlich nur auf die einzige Beobachtung und Angabe Ranvier's vor 30 Jahren beziehen.

Über Zuckungsdauer von roten und weissen Muskeln bzw. der Muskeln überhaupt liegen folgende Beobachtungen vor: Helmholtz[4]) berichtet über die Zuckungsdauer des unermüdeten Froschmuskels, dass sie bis 0,2 Sek. betrage, Marey[5]) fand sie am unermüdeten Muskel eines getöteten Kaninchens zu etwa 0,08 Sek.

---

1) R. Tigerstedt, Untersuchung über die Latenzdauer der Muskelzuckung in ihrer Abhängigkeit von verschiedenen Variabeln. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1885 Supplement S. 198 und 207.

2) P. Grützner, Zur Anat. und Physiol. der quergestreiften Muskeln. Recueil zoologique suisse t. 1 p. 665—684. 1884.

3) Paukul hat, wie in seiner Arbeit erwähnt ist, die verschiedenen von ihm untersuchten Kaninchenmuskeln vielfach unmittelbar gereizt (weniger von ihren Nervenstämmen aus, wie ich es getan habe), was immer leicht — namentlich bei unregelmässig gebauten Muskeln — zu Unregelmässigkeiten in der Art der Zusammenziehung und Verlängerung der Latenzzeit führen kann (s. u.).

4) H. Helmholtz, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1850 S. 281.

5) E. J. Marey, Du mouvement dans les fonctions de la vie p. 263. Paris 1868.

Die ersten, welche über die Zuckungsdauer der roten und weissen (Kaninchen-) Muskeln vergleichende Untersuchungen anstellten, waren Kronecker und Stirling; sie fanden, dass sich die des weissen zu der des roten Muskels verhielt ungefähr wie 1 : 2—3; der weisse Muskel vollendete seine Kontraktion dabei in $^1/_4$ Sek., während der rote dazu über $^1/_2$ Sek. brauchte. Das Stadium der steigenden Energie belief sich dabei beim weissen auf ca. 0,04 Sek., beim roten auf 0,1—0,17 Sek., also rund $2^1/_2$—4mal länger; der Abstieg oder das Stadium der sinkenden Energie maass beim weissen ca. 0,2 Sek., beim roten ca. 0,5 Sek. Auch Paukul fand bei seinen weissen und roten Kaninchenmuskeln stets, dass der Anstieg und namentlich der Abstieg der Kurve des weissen Muskels viel schneller und steiler vor sich ging als der des roten. Die ganze Zuckung dauerte beim weissen Gastrocnemius ca. 0,08 Sek., beim roten Soleus ca. 0,6 Sek., d. h. fast 8mal so lang wie beim ersteren.

Betreffs der Zuckungshöhe des Soleus und Gastrocnemius vom Kaninchen, deren Längsfasern in ihrer Grösse nicht allzu verschieden sein dürften, ist aus Kronecker's und Stirling's Versuchen bekannt, dass sich die des roten zu der des weissen verhält ungefähr wie 1 : 2—3; dieselbe Tatsache ist auch aus Paukul's Arbeit ersichtlich. Die wirkliche Verkürzung des Muskels aus der Kurvenhöhe und dem Verhältnis der Hebelarme der Myographien ergibt ungefähr gleiche Werte:

	Gastrocnemius	Soleus
bei Kronecker und Stirling . .	4 mm	1,5 mm
bei Paukul	3 „	1 „

Das ungefähr gleiche Verhältnis der beiden Zuckungshöhen fand auch Grützner[1]), welcher dasselbe für den Soleus und Gastrocnemius des Kaninchens zu 1 : 3—4 feststellte.

Die merkwürdige Tatsache nun, dass diese beiden Muskeln so sehr voneinander verschiedene Tetani zeigen, erheischt, diesen Punkt und die darüber veröffentlichten Ergebnisse etwas ausführlicher zu beleuchten.

Ranvier[2]) fand bekanntlich mit seiner oben beschriebenen Versuchsanordnung, dass für den roten Musc. semitendinosus des

1) P. Grützner, Breslauer ärztliche Zeitschrift 1887 Nr. 1.

2) L. Ranvier, Propriété et structures différentes des muscles rouges et des muscles blancs, chez les Lapins et chez les Raies, Comptes rendus de l'académie des Sciences t. 77 p. 1030. 1873 u. Faits relatifs etc. siehe oben S. 1.

Kaninchens ca. 55 Reize pro Sekunde zu einem welligen (d. h. in einiger Höhe über der Nullinie zackige Einsenkungen aufweisenden) Tetanus nötig seien, unter welchen Bedingungen der weisse Adduktor noch völlige Einzelzuckungen ausführte; erst wenn die einzelnen Reize in geringeren Zwischenräumen als $^1/_{357}$ Sek. erfolgten, sollte der rote Muskel einen langsam immer mehr und mehr ansteigenden und langsam abfallenden glatten tonischen Tetanus zeigen, während der weisse noch sehr starke, fast bis zur Abszisse wieder zurückkehrende Zähne in mässiger Höhe über der Nullinie aufzeichnete.

Diese Resultate und die Angabe von Helmholtz[1]), dass der vom willkürlich kontrahierten, menschlichen und Kaninchenmuskel erzeugte Muskelton ca. 18—20 Schwingungen in einer Sekunde aufweise, ebenso die Behauptung von Haughton[2]), dass nämlich ca. 30—35½ Schwingungen in 1 Sek. den normalen Muskelton bilden, zusammen mit du Bois Reymond's[3]) Versuchen, wonach die Muskeln des Kaninchens bei elektrischer Reizung des Rückenmarks, unabhängig von der Reizfrequenz, immer einen und denselben Ton (von ca. 18—20 Schwingungen pro Sekunde) geben, veranlassten unter anderem Kronecker und Stirling, die von Ranvier gefundenen Tatsachen nachzuprüfen.

Hierbei fanden die beiden Forscher, ganz abweichend von den Angaben Ranvier's, dass der rote Kaninchenmuskel schon bei zehn Reizen in 1 Sek. einen fast glatten Tetanus ergab, während der weisse bei dieser Reizfrequenz in einiger Höhe über der Abszisse noch starke Erzitterungen aufzeichnete und erst bei ca. 30 Reizen in 1 Sek. einen tonischen Tetanus aufwies, wobei auch zu bemerken war, dass beim weissen Muskel An- und Abstieg der tetanischen Kurve schneller erfolgten als beim roten.

Diese Differenzen zwischen Ranvier's Mitteilungen und denen der eben genannten übrigen Forscher lassen sich nach Kronecker und Stirling durch Ranvier's Benützung der pince myographique,

---

1) H. Helmholtz, Über das Muskelgeräusch. Monatsber. d. kgl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin S. 307. Berlin 1864. — Über den Muskelton. Verhandl. des naturh.-med. Vereins zu Heidelberg Bd. 4 H. 3 S. 88. 1866.

2) Haughton, Principles of animal mechanics p. 20. London 1873.

3) E. du Bois-Reymond, Über die angeblich saure Reaktion des Muskelfleisches. Monatsber. d. kgl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin 1859 S. 318. — Gesammelte Abhandlungen zur allgem. Muskel- und Nervenphysiologie Bd. 2 S. 30. 1875.

welche schnelle Muskelzuckungen nicht ganz getreu abbildet, oder durch ungenügende Zeitmessung und Kontrolle der Reizfrequenz erklären, wie selbst ganz deutlich aus Fig. 16 der Kronecker-Stirling'schen Arbeit hervorgeht, wo trotz 180facher Unterbrechung des primären Stromkreises mittelst einer Stimmgabel der Muskel nur 13 bzw. 6 Erzitterungen in 1 Sek. zeichnete [1]).

Was die verschiedenen Leistungen der beiden Muskelarten bei Zuckung und Tetanus anlangt, so hat darüber Grützner im Jahre 1887 in der oben erwähnten Zeitschrift Untersuchungen mitgeteilt, aus denen unter anderem hervorging, dass die Tetanuskurven des Gastrocnemius bei 100, 150 und 200 g Belastung bzw. 33, 8 und 6 mm hoch anstiegen, diejenigen des Soleus dagegen auf 121, 98 und 56 mm sich erhoben, dass dazu aber in gar keinem Verhältnis stehen die Leistungen, welche die beiden Muskeln bei der Zuckung ausführen, wo der Gastrocnemius das gleiche Gewicht 3mal so hoch hob als der Soleus.

Ein sehr umstrittenes, ja vielleicht das am meisten umstrittene Gebiet in der Frage über die Verschiedenheit der langsamen und schnellen Muskeln ist das ihrer verschiedenen Farbe; werden sie doch nach dem Vorgange von Ranvier fast stets nach derselben bezeichnet: die langsamen Muskeln als rote, die schnellen als weisse.

Zur Vorsicht vor dem Zusammenwerfen der Begriffe, dass Rot gleichbedeutend sei mit langsam sich kontrahierend, weisse Farbe ohne weiteres einen Muskel als schnellen kennzeichne, musste die 1—2 Jahre nach Ranvier's Veröffentlichungen erschienene Arbeit von Ernst Meyer [2]) aus Celle, einem Schüler Krause's, mahnen, in welcher derselbe behauptete, dass bei Ratte, Maus, Taube, Eichhörnchen, Hase kein Farbenunterschied zwischen weissem und rotem Fleisch zu beobachten sei; allerdings erscheine beim Hasen der von Ranvier als rot bezeichnete Semitendinosus etwas „dunkler" als die Adduktoren (nach Ranvier weisse Muskeln). Übrigens berichtet

1) Betreffs der Anzahl der Reize, welche beim Menschen der Wille in einer Sekunde in die Muskeln schickt, um sie zu andauernder Zusammenziehung zu veranlassen, sei auf die interessanten, nach Abschluss meiner Arbeit erschienenen Untersuchungen von H. Piper (Pflüger's Arch. Bd. 119 S. 323. 1907) hingewiesen, nach denen diese Zahl 47—50 beträgt.

2) E. Meyer, Über rote und blasse quergestreifte Muskeln. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1875 S. 27.

Ranvier[1]) selbst vom wilden Garennekaninchen, dass es nur Muskeln von roter Farbe habe, dass sie sich jedoch einzeln in ihrer physiologischen Eigenschaft ganz nach den Eigentümlichkeiten eines „weissen“ oder „roten“ verhalten.

Später bringt Wörtz[2]) noch einige Tatsachen, welche im nämlichen Sinne gegen eine solche Vermischung der Begriffe sprechen, vor allem den Umstand, dass bei der Taube der schnelle Pectoralis major eine dunkelrote Farbe, der langsame Pectoralis tertius eine weisse Farbe hat; auch sah er bei sehr jungen Katzen keine Differenz in der Färbung des Soleus und des Gastrocnemius lateralis. Zugleich teilt Wörtz in seiner Arbeit eine Beobachtung von Grützner mit, nach welcher derselbe an einem frisch amputierten menschlichen Unterschenkel keine Farbenunterschiede an den Muskeln habe wahrnehmen können, obwohl diese bei faradischer Reizung, die einen nach der Art der langsamen, die anderen nach der Art der schnellen reagiert hätten. Dass übrigens auch rein weisse Muskeln sich genau so wie langsame rote Muskeln verhalten können, geht am klarsten aus den Eigenschaften der weissen Scherenmuskeln des Krebses hervor, die durchaus den langsamen gleichen, während die ebenfalls weissen Schwanzmuskeln des Krebses schnell sind, wie Richet[3]) in seinen schönen Untersuchungen gezeigt hat.

Eigene Untersuchungen.

A. Methodik.

Bei meinen eigenen Versuchen, zu deren Beschreibung ich jetzt übergehe, benutzte ich durchweg nach dem Vorgange von Kronecker und Stirling den Soleus und Gastrocnemius der verschiedenen Tiere.

Das Versuchstier wurde zunächst auf dem Operationstisch (Katzen stets vorher in einem ziemlich dicht schliessenden Blechgefäss) mit Äther narkotisiert und erhielt dazu noch 1—2 Pravaz'sche Spritzen Morph. hydrochlor. (= 0,01 g.) Diese Narkose wurde meist nur während der Präparation der Muskeln und Nerven

1) L. Ranvier, Des muscles rouges et des muscles blancs chez les rongeurs. Comptes rendus t. 104 p. 79.

2) E. Wörtz, Ein Beitrag zur Chemie der roten und weissen Muskeln. Medic. Dissertation Tübingen 1889.

3) Ch. Richet, Physiologie des muscles et des nerfs p. 106. Paris 1882.

vollkommen tief erhalten, während beim Versuche selbst, der gewöhnlich $^1/_2$—1 Stunde dauerte, nur gelegentlich mit wenig Äther oder Morphin einem Unruhigwerden des Tieres Einhalt getan werden musste.

Die Präparation des Unterschenkels geschah nun stets in folgender Weise:

Zunächst wurde mittels eines Längsschnittes, der vom Ansatz der Achillessehne bis über die Mitte des Muskelbauches des Gastrocnemius sich erstreckte, die Haut bis auf Sehne und Muskel gespalten, alsdann die ganze Achillessehne mittels eines feinen, jedoch genügend festen Bindfadens angeschlungen und abgeschnitten. Hierauf wurden an der medialen und lateralen Seite die Ränder der beiden Gastrocnemiusköpfe ziemlich weit nach ihrem Ansatz am Femur zu abgelöst; dabei trennte sich der Soleus zusammen mit dem Gastrocnemius ganz leicht von der darunter befindlichen zweiten Schicht der Muskulatur los.

Bei diesem Akt der Operation blutete es mehr oder minder stark, sehr verschieden bei den einzelnen Tieren, aus eröffneten grösseren Gefässen, die unterbunden werden mussten, oder auch aus ganz kleinen Gefässen, die leider nicht unterbunden werden konnten.

Nach der so beschriebenen Loslösung des Triceps surae als Ganzem von seiner Umgebung wurde der Soleus vom Gastrocnemius getrennt, was nicht immer ganz leicht vonstatten ging, da beide in ihrem untersten, der gemeinschaftlichen Sehne nächsten Abschnitt in wechselnder Ausdehnung miteinander verwachsen sind. Weiter wurde die Achillessehne in der Art der Länge nach gespalten, dass auch der Soleus eine längere sehnige Fortsetzung erhielt, damit die jetzt an denselben angelegte Fadenschlinge einen sicheren Halt gewann und durch sie möglichst wenig eigentliche Muskelsubstanz geschädigt wurde.

Die Spaltung nach oben zu wurde mässig weit fortgesetzt, da die beiden Muskeln in diesem Teil an und für sich schon nur durch ganz lockeres Zellgewebe miteinander verbunden sind. Auch zeigte sich bei der Trennung der Muskeln sehr grosse Vorsicht geboten, da der motorische Nerv für den Soleus den Gastrocnemius von der Oberfläche her durchbricht und nur als ziemlich dünnes Fädchen eine kurze Strecke weit in dem Muskelzwischenraum zwischen Soleus und Gastrocnemius zum ersteren verläuft. Auf dieses anatomische

Verhalten sei besonders hingewiesen, da das bekannte Buch von Krause[1]) dasselbe kaum erwähnt und seine Vernachlässigung die Reizung des Soleus vom Nerven aus stark schädigen kann.

Der zweite Akt der Operation galt der Präparation des Nervus ischiadicus, die als bekannt weiter keiner näheren Schilderung bedarf. Der Nerv wurde hoch durchschnitten, sein peripheres Ende mit einer Schnur fest umschnürt. Die Versuchsanordnung war nun folgende:

An einem starken Stativ befindet sich eine horizontale Messingplatte, welche zum Verschieben in vertikaler Richtung eingerichtet ist und mittels Schraube am Stativ gut fixiert werden kann. Auf diese Messingplatte wird mittels Schraubzwingen das Operationsbrett fest geschraubt. Das Bein des Tieres wird durch eine Klammer in einer solchen Lage gehalten, dass die Zugrichtung der Muskeln beim Versuch annähernd die gleiche ist wie unter normalen Verhältnissen am Unterschenkel.

An einem zweiten soliden Stativ befindet sich das Grützner'sche Myographion[2]), welches einmal Schleuderungen so gut wie vollkommen ausschliesst, zugleich aber auch isotonische Zuckung und Tetanus ermöglicht. Am Schreibhebel des Myographions ist eine Schnur befestigt, welche über eine am Myographion befindliche Rolle[3]) läuft, um den horizontalen Zug des Muskels in einen vertikalen zu verwandeln, und in einem kleinen eisernen Häkchen endigt. Dieses wird schliesslich in kleine, aus den die einzelnen Muskeln umschlingende Fäden gebildete Ringe eingehängt. Unterhalb des Myographions befinden sich elektromagnetische Signale zur Aufzeichnung der Reizzeit oder der Reizfrequenz.

Die Zeitmarken, welche jeweils entweder $^1/_{100}$ oder 1 bzw. $^1/_5$ Sek. bedeuten, wie aus den einzelnen Kurven zu ersehen ist, wurden am Schluss eines Versuches mit einer Stimmgabel oder dem Jaquet'schen Zeitschreiber beim gleichen Trommelgang des Hürthle'schen Kymographions aufgezeichnet, von dessen durchaus

1) W. Krause, Anatomie des Kaninchens S. 342. Leipzig 1884.

2) P. Grützner, Ein neues Myographion. Pflüger's Arch. Bd. 41 S. 281. 1887.

3) In letzter Zeit, leider etwas zu spät, verwendete ich zur Vermeidung der Rolle, die leicht Unregelmässigkeiten in der Übertragung des Muskelzuges zur Folge haben kann, das zweckmässige Verfahren von Basler. (Siehe Pflüger's Arch. Bd. 122 S. 380. 1908.)

regelmässigem Gange ich mich zu wiederholten Malen zu überzeugen Gelegenheit hatte.

Zum Reizen der Nerven dienten Platinelektroden, welche von Hand an denselben angelegt wurden. Als Induktionsapparat benutzte ich den Bernstein'schen, der für Einzelschläge und mit Wagnerschem Hammer zur Tetanisierung eingerichtet ist. Gespeist wurde der Apparat durch 1—2 Leclanché'sche Elemente.

B. Versuchsergebnisse.

Meine Versuche erstreckten sich auf Katzen, Meerschweinchen, zahme und wilde Ratten und Kaninchen. Am besten eigneten sich die Katzen, deren Muskeln übrigens durchweg rot sind und sich als sehr widerstandsfähig gegen Schädlichkeiten aller Art erweisen; ebenfalls ganz gut fand ich Meerschweinchen und Ratten, am allerungeeignetsten erwiesen sich die Kaninchen (es war dabei gleichgültig, ob ältere oder jüngere Tiere zur Verwendung kamen). Bei letzteren war nämlich bei der Operation der Blutverlust stets sehr erheblich; es schien fast, als ob die Blutgefässe speziell dieser Tiere besonders empfindlich gegen Schädigungen, vor allem auch gegen die Durchschneidung ihrer Nerven sind, oder als ob eine sehr geringe Tendenz des Blutes zur Gerinnung vorliege, was mir daraus hervorzugehen schien, dass oft während des ganzen Versuches ununterbrochen parenchymatöse Blutung an den verletzten Partien bestand, die durch keine Kompression mit Watte zu stillen war (Styptica verboten sich von selbst aus Rücksicht auf die Muskeln).

Unter diesem Blutverlust litt nun stets ganz besonders der Soleus, der nur ganz minimale Leistungen aufwies, sehr oft überhaupt vollständig versagte.

Im Gegensatz zum eben Gesagten möchte ich noch anführen, dass bei Katzen, die, wie schon Grützner vor längerer Zeit gefunden, zwar nur rote, aber doch schnelle und langsame Muskeln besitzen, die Blutung ausserordentlich gering, manchmal fast gleich Null war.

Alle Versuche wurden bei mittlerer Zimmertemperatur ausgeführt. Die Tiere waren dabei meistens mit einem dicken Tuche bedeckt. Die Muskeln waren ferner stets so eingestellt, dass bei der geringsten Zusammenziehung des Muskels die Feder gespannt-wurde. Es wurden also niemals, wie dies gelegentlich Paukul getan, Überlastungszuckungen gezeichnet.

Versuche an Katzen.

a) Latenz.

Was Paukul über die Latenz des roten und weissen Kaninchenmuskels gefunden, aber meines Erachtens nicht genügend hervorgehoben hat, fand ich, wie man in der Folge sehen wird, bei sämtlichen von mir untersuchten Tieren, auch bei der Katze bestätigt. Die Latenz bei beiden betrug nämlich im Mittel 0,01 Sek.[1]).

Folgende Fig. 1 und 2 mögen dies beweisen:

Fig. 1. Gastrocnemiuskurve der Katze. *R* = Reizkurve, in welcher die Senkung hier wie in allen anderen Kurven den Moment der Reizung angibt. *Z* = Zeitkurve 0,01 Sek. Stadium der Latenz 0,01 Sek. Federspannung (F.-S.) 50 g. Rollenabstand (R.-A.) 20 cm.

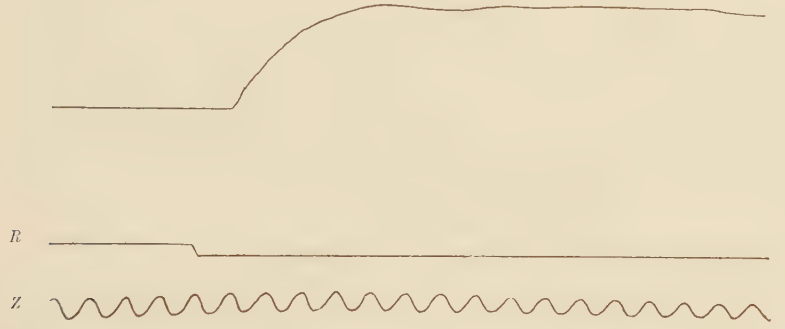

Fig. 2. Soleuskurve der Katze. *R* = Reizkurve (Deutung wie in Fig. 1). *Z* = Zeitkurve 0,01 Sek. Stadium der Latenz 0,011 Sek. Federspannung (F.-S.) 50 g. Rollenabstand (R.-A.) 20 cm.

Zur Erklärung der Myogramme diene folgendes: Die unterste Wellenlinie *Z* (Zeitkurve) bezeichnet Hundertstelsekunden; die

1) Wenn Paukul das Stadium der Latenz für schnelle, isotonisch zuckende Kaninchenmuskeln zu 0,005 Sekunden angibt, so habe ich eine so kurze Zeit, wie gesagt, bei dem einzig von mir untersuchten Gastrocnemius nie gefunden. Sie war vielmehr immer etwa doppelt so lang.

mittlere Linie mit ihrer Treppe den Einbruch des Reizes; die oberste ist die Kontraktion des Muskels. Weitere Kontrollversuche ergaben das gleiche Resultat.

b) Zuckung.

Die nächsten Kurven Fig. 3—7 geben isotonische Zuckungen von Gastrocnemius und Soleus bei verschiedener Trommelgeschwindigkeit:

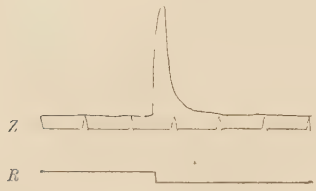

Fig. 3. Isotonische Gastrocnemiuszuckung der Katze. R.-A. 20 cm. F.-S. 50 g. $Z = 1/5$ Sek. Höhe der Kurve 15 mm. Verkürzung des Muskels 5 mm.

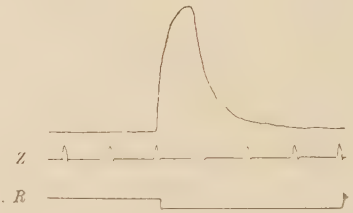

Fig. 4. Isoton. Soleuszuckung der Katze. R.-A. 20 cm. F.-S. 50 g. $Z = 1/5$ Sek. Höhe der Kurve 17 mm. Verkürzung des Muskels 5,6 mm.

Fig. 5. Isotonische Gastrocnemiuszuckung. R.-A. 20 cm. F.-S. 50 g. Schneller Trommelgang. $Z = 1/5$ Sek.

Fig. 6. Isotonische Soleuszuckung. R.-A. 20 cm. F.-S. 50 g. $Z = 1/5$ Sek.

Sehr lehrreich sind die Kurven 5 und 6; sie zeigen sehr auffällig den durchgreifenden Unterschied der Zuckungsarten. Zur besseren Vergleichung wurden in Fig. 7 *a* und *b* die beiden Bilder von 5 und 6 möglichst getreu übereinander gezeichnet.

Vor allem macht sich dabei der grosse Längenunterschied der Kurven bemerklich: die Zuckung des Gastrocnemius dauert ca. 0,2 Sek., die des Soleus ungefähr 0,4 Sek., also gerade das Doppelte des ersteren. Dabei dauert der Anstieg der Gastrocnemiuskurve ca. 0,05 Sek., der Abstieg 0,15 Sek., während diese Werte für den Soleus auf ungefähr je 0,2 Sek. sich stellen.

Wie weiter zu bemerken, ist die Kurve des Soleus um etwa 2 mm höher als die des Gastrocnemius. Die Verkürzung der Muskeln selbst beträgt bei mittelgrossen Tieren für den Gastrocnemius rund 5 mm, für den Soleus 5,6 mm. Es ist dies ein Verhalten, wie ich es bei den übrigen von mir untersuchten Tieren sonst nie gefunden habe (s. unten). Bei diesen übertraf nämlich stets die Zuckung des weissen Muskels diejenige des roten an Höhe recht bedeutend, was auch mit den Erfahrungen früherer Forscher übereinstimmt.

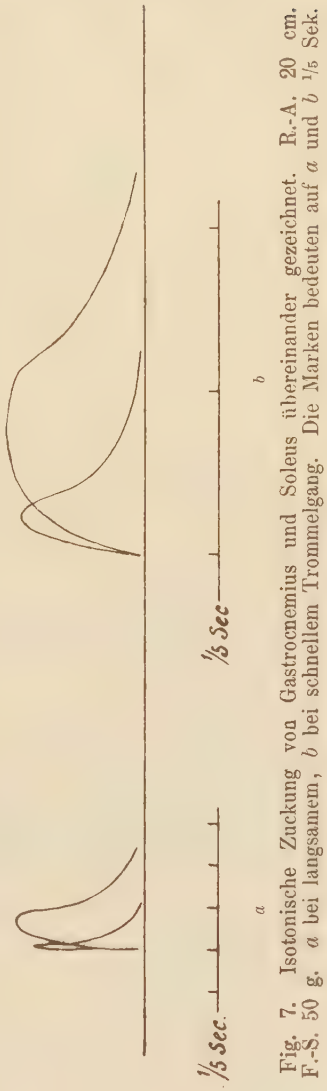

Fig. 7. Isotonische Zuckung von Gastrocnemius und Soleus übereinander gezeichnet. R.-A. 20 cm. F.-S. 50 g. *a* bei langsamem, *b* bei schnellem Trommelgang. Die Marken bedeuten auf *a* und *b* 1/5 Sek.

c) Tetanus.

Folgende Fig. 8 und 9 zeigen zwei isotonische Tetani von Gastrocnemius und Soleus:

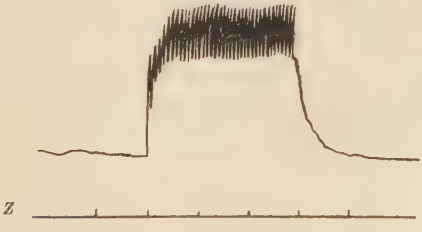

Fig. 8. Isotonischer Tetanus vom Gastrocnemius. R.-A. 15 cm. F.-S. 50 g. R.-F. ca. 14 pro Sekunde. $Z = 1$ Sek.

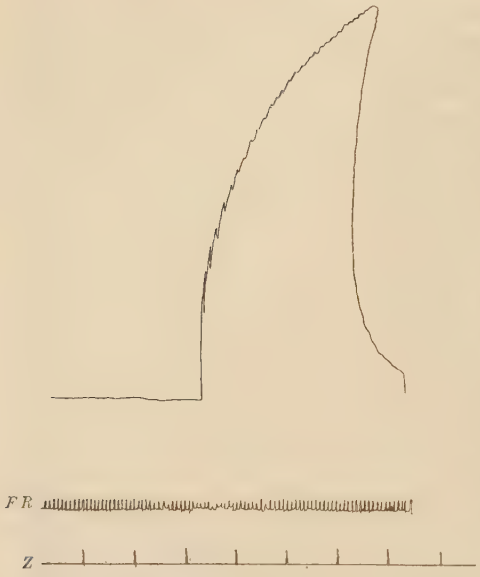

Fig. 9. Isotonischer Tetanus vom Soleus. R.-A. 15 cm. F.-S. 50 g. R.-F. ca. 13 pro Sekunde. $Z = 1$ Sek.

Der Gastrocnemius erreicht, wie man aus der Kurve ersieht, in ca. $^1/_2$ Sek. sein Maximum und vollführt ziemlich ausgiebige Schwankungen um eine Horizontale, die ungefähr 20 mm über der Abszisse liegt; der Abfall der Kurve geht in ca. $^1/_2$ Sek. vonstatten.

Erheblich anders verhält sich der Soleus: seine Kurve erreicht eine Höhe von 53 mm über der Abszisse, aber erst in $2^1/_2$ Sek., d. h. in 5 mal längerer Zeit als der Gastrocnemius. Die wirkliche Verkürzung beträgt somit für den weissen Muskel ca. 6,6 mm, für den roten ca. 14,3 mm. Am Aufstieg des Soleus lässt sich folgendes bemerken: er zeigt zu Beginn der Kontraktion einen kurzen, schnell erfolgenden, ziemlich bedeutenden Anstieg, an welchen sich, isochron mit jedem einzelnen Reiz, immer kleiner werdende Erhebungen bzw. Zacken anschliessen und auf die Kurve aufsetzen. Der Abstieg geht zuerst nahezu augenblicklich, dann etwa 1 cm über der Nullinie langsamer vor sich und nähert sich schliesslich ganz allmählich derselben.

Diese typischen Unterschiede der beiden Tetani sind vielleicht in den nächsten zwei Kurven Fig. 10 und 11 noch deutlicher zu sehen, besonders was die ausgesprochen klonische Form des Gastrocnemiustetanus und die tonische, ganz gewaltig ansteigende Tetanusform des Soleus anbetrifft. Welche Höhe der Soleustetanus erreichen kann, mag man daraus ermessen, dass einmal ein Ansteigen bis auf 100 mm beobachtet wurde, so dass meine Apparate zum Aufzeichnen der Kurven nicht ausreichten.

Fig. 10. Isotonischer Tetanus vom Gastrocnemius. F.-S. 50 g. R.-F. ca. 17 pro Sekunde. $Z = 1$ Sek.

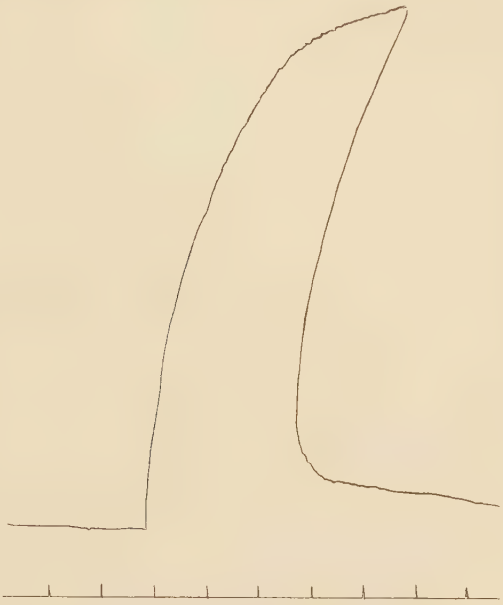

Fig. 11. Isotonischer Tetanus vom Soleus. F.-S. 50 g. R.-F. ca. 17 pro Sekunde. $Z = 1$ Sek.

Wie sich die Tetani der beiden Muskeln bei verschiedener Reizfrequenz gestalten, mögen folgende Myogramme in Fig. 12—21 zeigen.

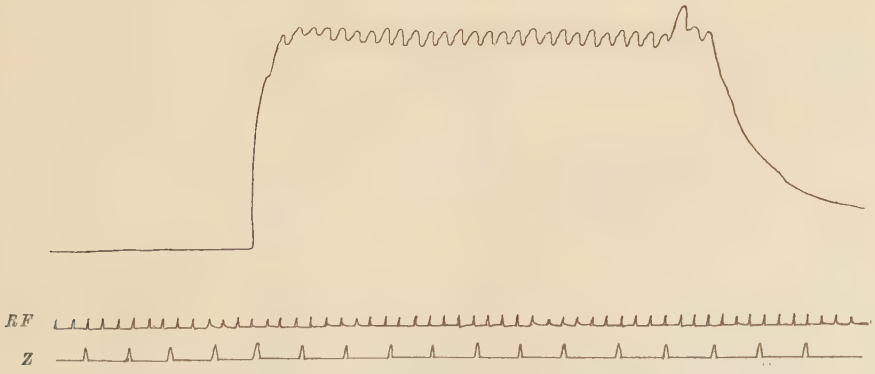

Fig. 12. Isotonischer Tetanus vom Gastrocnemius. R.-F. ca. 15 pro Sekunde.

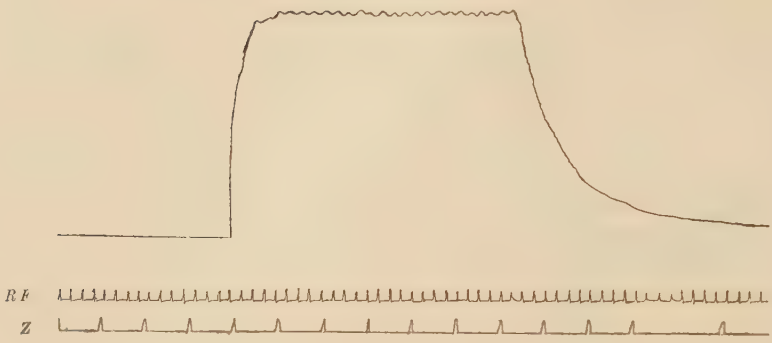

Fig. 13. Desgl. R.-F. ca. 20 pro Sekunde.

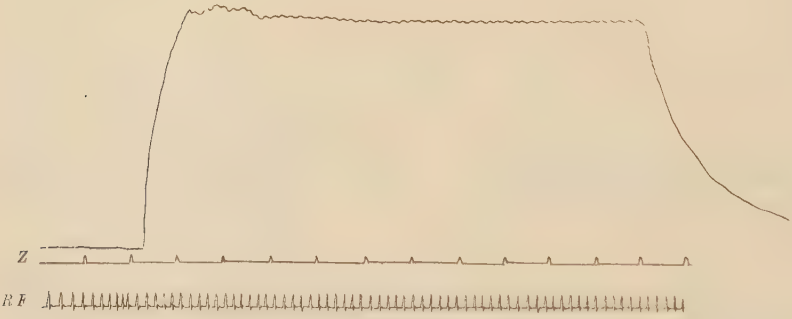

Fig. 14. Desgl. R.-F. ca. 30 pro Sekunde.

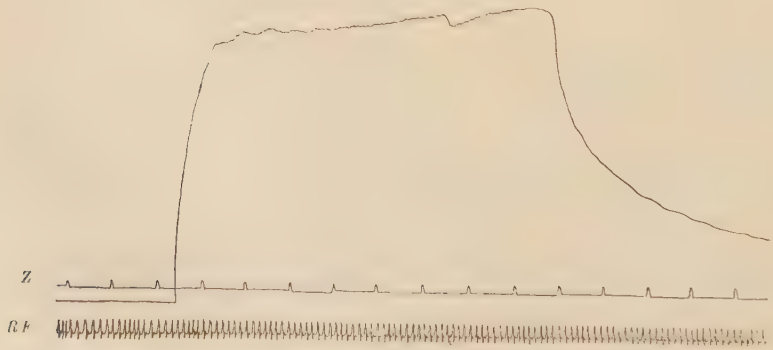

Fig. 15. Desgl. R.-F. ca. 40 pro Sekunde.

Fig. 16. Desgl. R.-F. ca. 80 pro Sekunde.

Man sieht, wie die bei Reizfrequenz 15 pro Sekunde (Fig. 12) noch ziemlich ausgiebigen Zacken des Gastrocnemiustetanus bei steigender Reizfrequenz immer kleiner werden, ganz aber erst verschwinden, nachdem die Schlagfolge mehr als 40 pro Sekunde beträgt[1]); hier macht sich jetzt auch ein Ansteigen der Kurve bemerkbar, was vorher fehlte. Bei 80 maliger Reizung des Muskels in 1 Sek. zeigt sich ein vollkommen glatter von einer gewissen Höhe über der Abszisse an fortwährend ansteigender Tetanus. (Den vollkommen tonischen Charakter erhält er wohl sicherlich schon bei einer nicht viel über 40 liegenden Reizfrequenz, da bei dieser die einzelnen Zäckchen bereits recht klein sind.)

Folgende Tabelle und schematische Zeichnung (Fig. 17) soll die verschiedenen Höhen des Gastrocnemiustetanus bei obigen Reizfrequenzen etwas anschaulicher machen:

Reizfrequenz pro Sek.	Höhe des Tetanus in mm am Anfang der 1. Sek.	am Ende
15	28	27
20	31	31
30	32	31
40	30	39
80	40	54

1) Vgl. Anmerkung auf S. 10.

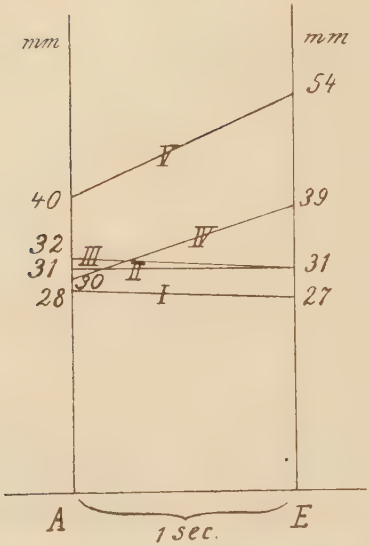

Fig. 17. Schematische Darstellung von Tetanuskurven des Gastrocnemius am Anfang *(A)* und am Ende *(E)* der ersten Sekunde.

I. Tetanusverlauf in seiner Höhe bei R.-F. 15 pro Sekunde.
II. „ „ „ „ „ R.-F. 20 „ „
III. „ „ „ „ „ R.-F. 30 „ „
IV. „ „ „ „ „ R.-F. 40 „ „
V. „ „ „ „ „ R.-F. 80 „ „

Die senkrechte Linie über *A* bedeutet die Höhe des schnellen Anstiegs, die Linie über *E* diejenige der Tetanuskurve am Ende der ersten Sekunde. Man erkennt aus der Zeichnung recht gut, dass mit steigender Reizfrequenz die Anfangshöhen zunehmen, indem bei

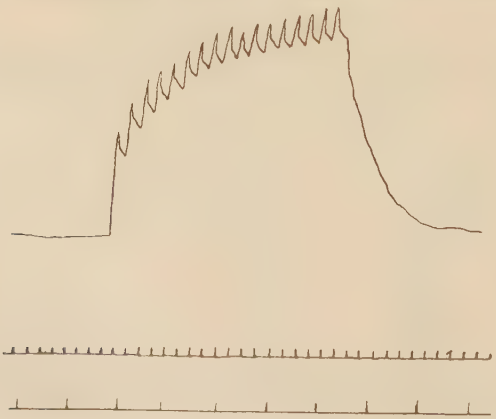

Fig. 18. Isotonischer Tetanus vom Soleus. *RF* ca. 4 pro Sekunde.

einer Reizfrequenz von 15 pro Sekunde (Linie I) die Anfangshöhe 28 mm, bei R.-F. 30 (Linie III) eine solche von 32 mm, bei R.-F. 40 (Linie IV) eine Anfangshöhe von 40 mm erreicht wird. Auch ist zu ersehen, dass bis R.-F. 30 die Tetanuskurve sich bis zum Ende auf gleicher Höhe erhält, eher etwas absinkt und erst von R.-F. 40 an (Linie IV) ein Ansteigen der Kurven sich bemerklich macht.

Ziemlich anders verhält sich der Soleus (Fig. 18—21):

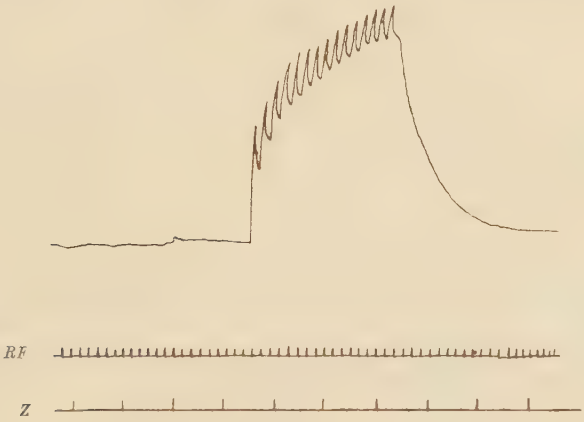

Fig. 19. Desgl. R.-F. ca. 6 pro Sekunde.

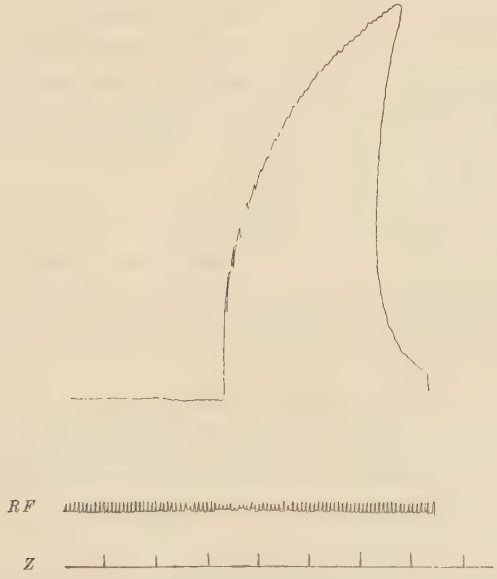

Fig. 20. Desgl. R.-F. ca. 13 pro Sekunde.

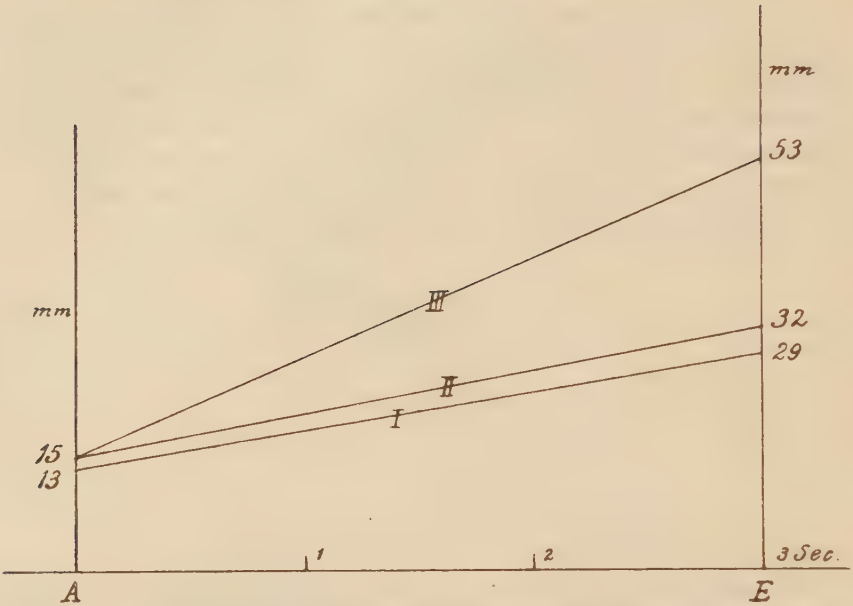

Fig. 21. Schematische Darstellung der Tetanuskurven des Soleus in ihrer Höhe am Anfang und am Ende von 3 Sek.

I. Tetanushöhe bei R.-F. 4 pro Sekunde.
II. „ „ R.-F. 6 „ „
III. „ „ R.-F. 13 „ „

Zunächst bemerkt man, dass hier die Zacken schon bei einer Reizfrequenz von 13 pro Sekunde nahezu verschwunden sind, der Tetanus also fast tonisch ist. Weiter fällt auf, dass der Tetanus in Fig. 18—19, teilweise auch 20, trotz seines klonischen Charakters immer mehr ansteigt, und zwar um so stärker und schneller, je schneller die Reizfolge ist (vgl. auch Fig. 9 und 11).

Die Hauptunterschiede der beiden Tetani des Gastrocnemius und des Soleus der Katze sind also kurz gesagt folgende:

1. Der Gastrocnemius gerät erst bei etwa 40 Reizen in der Sekunde in einen glatten (tonischen) Tetanus, der Soleus dagegen schon bei 13.

Dabei tritt 2. eine bedeutende Summation der Zuckungen und eine weitere Verkürzung des erregten Muskels bei dem schnellen Gastrocnemius erst infolge von vielen, bei dem langsamen Soleus schon infolge von wenigen Reizen in der Sekunde auf (vgl. Fig. 8, 9 und 16 sowie Fig. 17 und 21).

3. Der Tetanus des Soleus ist unter sonst gleichen Bedingungen stets viel bedeutender als der des Gastrocnemius.

d) Spannung.

Ich maass nun gelegentlich auch die Spannung, welche bei verhinderter Kontraktion in den beiden Muskelarten auftrat. Ich benützte hierzu den Bürker'schen Spannungszeichner [1]).

Das Prinzip des Apparates besteht im wesentlichen darin, dass ein an beiden Enden festgeklemmter schmaler Stahlstreifen in seiner Mitte eine kleine Rolle von 2 mm Radius trägt, um welche ein an ihrer Peripherie befestigter dünner Nickelindraht herumgelegt ist und nach oben läuft; an diesen Draht wird mittels eines aus Stahldraht gebogenen Häkchens, das in eine kleine aus doppeltem starken Faden an der Sehne des Muskels sehr fest geknüpfte Schlinge eingehängt wird, der Muskel befestigt, der dann durch seine Kontraktion die Feder um ihre Längsachse dreht. Die Grösse der Drehungen der Feder war ziemlich vollkommen den Spannungen proportional, wie aus der beigegebenen Eichungsskala (s. Fig. 26) zu ersehen ist, welche durch angehängte Gewichte gewonnen wurde. Das ganze Tonometer ist so eingerichtet, dass es nach Entfernung der isotonischen Federanordnung an deren Stelle an der Grundplatte des Grützner'schen Myographions angebracht werden kann.

Bei diesen Versuchen fand sich nun folgendes Verhalten, wie aus den Kurven 22—25 ersichtlich ist. Dieselben gleichen, wie begreiflich, in ihren wesentlichen Punkten den isotonischen. Auch die isometrische Zuckung des weissen dauert kurze Zeit, die des roten zieht sich in die Länge. Der Tetanus des ersten zeigt ein deutliches Zittern, der des zweiten ist ruhiger und glatter bei gleicher Reizfrequenz.

Fig. 22. Isometrische Zuckung des Gastrocnemius. Erreichte Spannung 600 g. $Z = 1/5$ Sek. Die Zacken im Aufstieg dürften auf Versuchsfehlern beruhen.

Fig. 23. Isometrische Zuckung des Soleus. Erreichte Spannung 200 g. $Z = 1/5$ Sek.

1) K. Bürker, Ein neuer Spannungszeichner. Pflüger's Arch. Bd. 88 S. 107. 1902.

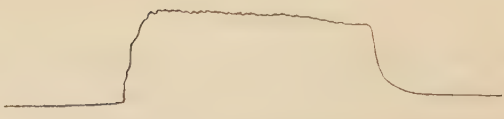

Fig. 24. Isometrischer Tetanus vom Gastrocnemius. Erreichte Spannung am Anfang 700 g.

Fig. 25. Isometrischer Tetanus vom Soleus. Erreichte Spannung 950 g.

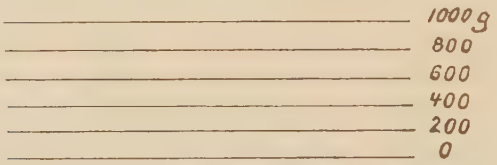

Fig. 26. Eichung des Tonometers. Der Abstand von zwei Horizontalen entspricht je 200 g Spannung.

Bemerkenswert ist hier zunächst die Tatsache, dass die isometrische und isotonische Kurve des Soleus so verschieden sind; denn wenn im allgemeinen hohe Zuckung mit starker Spannung und niedrige Zuckung mit geringer Spannung zusammenfällt, so finde dies merkwürdigerweise hier nicht statt. Die isotonische Zuckung des Soleus ist höher als die des Gastrocnemius, seine isometrische aber viel niedriger. Wenn dies auch teilweise von dem verschiedenen anatomischen Verhalten dieser beiden Muskeln herrühren mag — denn der Soleus hat ziemlich lange parallele Fasern und einen kleinen Querschnitt, der Gastrocnemius dagegen hat ausser etwa gleich langen Längsfasern sehr viel kurze und schräge Fasern und einen viel grösseren Querschnitt —, so weicht dieses Verhalten des Katzensoleus, wie wir sehen werden, doch ganz und gar von dem Verhalten aller übrigen Soleusmuskeln bei den anderen von mir untersuchten Tieren ab. Bei diesen ist auch die isotonische Zuckung des Soleus durchweg viel niedriger und schwächer als die des Gastrocnemius. Ich vermute, dass die roten Katzenmuskeln viel widerstandsfähiger sind als die roten Muskeln der anderen von mir untersuchten Tiere, deren isometrische Zuckungen ich übrigens noch nicht Gelegenheit hatte zu untersuchen.

Bei diesen allen gilt das Gesetz, dass eine einmalige Reizung der roten Muskeln ausserordentlich wenig Arbeit bei isotonischer Zuckung auslöst.

Ganz anders wird freilich die Sache, wenn sich beim roten Muskel die Reize addieren. Dann nimmt seine Spannung und wenn möglich auch seine Verkürzung bedeutend zu und übertrifft die des viel dickeren Gastrocnemius um ein Bedeutendes. Und während die Spannung des ersteren, des Soleus, im Tetanus auf ihrer Höhe bestehen bleibt oder sogar noch zunimmt, geht die des letzteren gewöhnlich von ihrer Höhe sehr bald herunter (vgl. Fig. 17 und 21). Der schnelle Muskel verschiesst sein ganzes Material schon bei der Zuckung, in welcher er (Fig. 22—25) eine Spannung von 600 g erreicht, nicht viel weniger als im Tetanus, wo er es bloss, und zwar nur kurze Zeit, bis auf 700 g bringt. Viel haushälterischer arbeitet dagegen der Soleus, der infolge eines einziges Reizes eine geringere, etwa dreimal kleinere Spannung als der Gastrocnemius aufbringt, aber mit gewaltigen Reserven heranrückt und lange Zeit eine Spannung über 900 g erreicht, wenn die Reize sich wiederholen.

Schliesslich stellte ich bei der Katze noch einige Versuche an, um die sogenannte absolute Kraft der beiden Muskeln zu messen. Wenn dabei als Vorschrift gilt, dass der Muskel von seiner ursprünglichen Länge, ohne dass er irgendwie gespannt ist, sich zusammenziehen soll, so steht, wie bereits Grützner[1]) ausgesprochen, diese Forderung nur auf dem Papier. Praktisch ausführbar ist sie in den allerseltensten Fällen. Ich musste meinen Muskeln bzw. den an sie befestigten Fäden, damit eben ein Abheben eines Gewichts von einer Unterlage, also eine sogenannte Überlastungszuckung zustande kommen sollte, mindestens eine Spannung von 7,5 g erteilen. Ich fand dabei folgende Grössen. Es erreichte

	bei der Zuckung	beim Tetanus
der Soleus . . .	37,5 g	300 g
der Gastrocnemius.	175 g	300 g

1) K. Bonhöffer, Über einige physiol. Eigenschaften dünn- und dickfaseriger Muskeln bei Amphibien. Inauguraldissertation Tübingen 1890 und Pflüger's Arch. Bd. 47 S. 125. 1890.

Die absolute Kraft des Soleus war also im Tetanus etwa 8 mal so gross als in der Zuckung, die des Gastrocnemius dagegen nur 1,7 mal so gross. Dabei bin ich fest überzeugt, dass man unter günstigeren Bedingungen beim Soleus eine viel grössere Zahl als 300 g erhalten wird.

Als Anhang zu meinen bisherigen Versuchen an der Katze, in denen alle Muskeln nur in situ von ihren Nerven aus gereizt wurden. stellte ich noch einige Versuche an herausgeschnittenen, natürlich direkt gereizten Muskeln an, welche sich in warmer Nährlösung befanden.

Zu diesem Behufe wurde das Versuchstier, an welchem anderweitige, aber keine Reizversuche an den betreffenden Muskeln gemacht worden waren, durch Verblutung aus der Carotis getötet, sofort die Muskeln herausgeschnitten und in 37° warme mit dem Blut des Tieres vermischte Locke'sche Lösung gebracht; das Becherglas mit der Locke'schen Lösung war am Myographion befestigt, darunter in angemessener Entfernung eine kleine Gasflamme. Mittels Glaskanüle und Gummigebläse wurde von Zeit zu Zeit reichlich Luft durch das Blut-Locke-Gemisch durchgeblasen.

Unmittelbar vor dem Versuch wurde der betreffende Muskel aus dem Gemisch herausgenommen, in eine Klammer gespannt und das andere Ende mit dem Myographionhebel durch eine Schnur verbunden. Die elektrische faradische Reizung geschah direkt durch zwei um den Muskel oben und unten gelegte feine Kupferdrahtelektroden, welche die Bewegungen desselben in keiner Weise beeinträchtigten.

Das Resultat der Versuche ist kurz folgendes: Die Zuckungsdauer zeigte sich beim Gastrocnemius verkürzt, nämlich zu $^1/_{10}$—$^1/_{15}$ Sekunde gegenüber dem Muskel in situ mit $^1/_5$ Sek., beim Soleus dagegen verlängert $^3/_5$ Sek. gegenüber $^2/_5$ Sek.. Ich glaube, dass dies von der Empfindlichkeit des Soleus gegen die beträchtlich grössere Schädigung des Herausschneidens und der Ausschaltung der Blutzirkulation herrührt. Das Verhältnis der Zuckungsdauer stellt sich somit auf Gastrocnemius : Soleus = 1 : 6—9.

Die Zuckungshöhen zeigen dieselbe Eigenheit wie sonst, nämlich dass die des Soleus jene des Gastrocnemius überwiegt: Soleus 17 mm, Gastrocnemius 10 mm Zuckungshöhe bei gleichem Rollenabstand von 16 cm und gleicher Federspannung von 20 g.

Ganz typisch verliefen die Tetanuskurven: der Gastrocnemius stieg bei einem Rollenabstand von 16 cm mit ca. drei aufeinander gesetzten Zuckungen auf 7—11 mm über die Abszisse in die Höhe, um einen weiteren kleinzackigen langsam abfallenden Tetanus zu bilden. Der Soleus hingegen begann langsam aber stetig sich zu kontrahieren und erreichte in ca. 3 Sek. eine Höhe von 60 mm über der Nullinie. Wieso es kommt, dass der Gastrocnemius eine im Verhältnis zum Soleus so niedrige Zuckungshöhe hat, mag wohl an den schwierigen Verhältnissen der Reizung liegen, da eine gleichmässige Reizung sämtlicher Muskelfasern durch eine um den Muskel geschlungene Drahtelektrode so gut wie unmöglich ist bei einem so kompliziert gebauten Muskel wie dem Gastrocnemius. Beim Soleus liegen hier viel günstigere Verhältnisse vor, da er einfacher gebaut ist und weniger Masse besitzt. Anspruch auf grosse Genauigkeit dürfen und können die angegebenen Zahlen nicht machen; es lag mir lediglich daran, zu untersuchen, was ja übrigens von vornherein sehr wahrscheinlich war, ob die typischen Unterschiede zwischen Gastrocnemius und Soleus auch bei etwas anderer Versuchsanordnung sich gleich blieben.

2. Versuche an Ratten.

Zur Untersuchung gelangten zahme weisse und wilde graue Ratten, welche sich hinsichtlich der Eigentümlichkeit des Soleus und Gastrocnemius in nichts voneinander unterschieden, was vollkommen jene Ansicht von Meyer und Krause widerlegt, welche bekanntlich die weissen Muskeln als durch Domestikation degenerierte ursprünglich rote Muskeln auffassten. Dass Ähnliches wie bei der wilden und zahmen Ratte auch für das zahme und wilde Kaninchen gilt, darauf ist schon oben hingewiesen (s. S. 11).

a) Latenz.

Zuerst sei wieder gezeigt, dass das Stadium der latenten Reizung bei der zahmen und wilden Ratte für Gastrocnemius und Soleus nahezu gleich lang ist und im Mittel 0,01 Sek. wie bei der Katze beträgt. Fig. 27 bis 30 beweisen dies:

1. Zahme weisse Ratte.

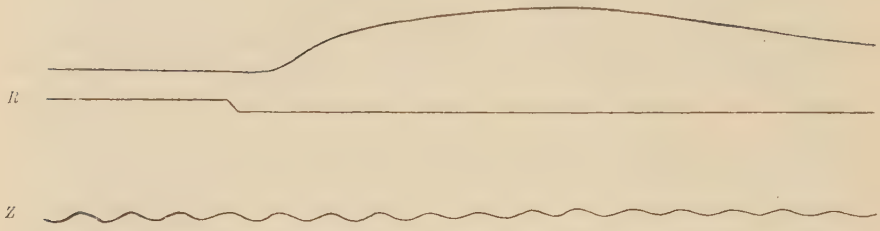

Fig. 27. Gastrocnemiuszuckung der Ratte. R = Reizkurve. Z = 0.01 Sek. F.-S. 10 g. Stadium der Latenz nahe 0,01 Sek.

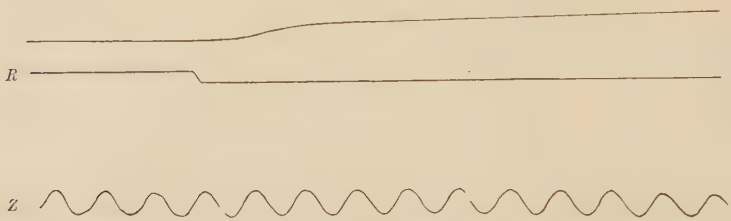

Fig. 28. Soleuszuckung der Ratte. R = Reizkurve. Z = 0,01 Sek. F.-S. 10 g. Stadium der Latenz 0,01 Sek.

2. Wilde graue Ratte.

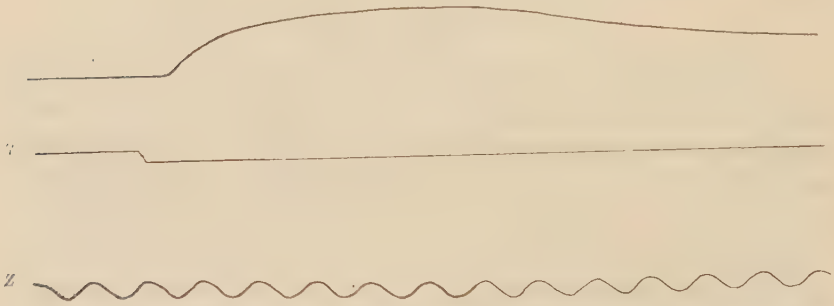

Fig. 29. Gastrocnemiuszuckung der Ratte. R = Reizkurve. Z = 0,01 Sek. F.-S. 10 g. Stadium der Latenz nahezu 0,01 Sek.

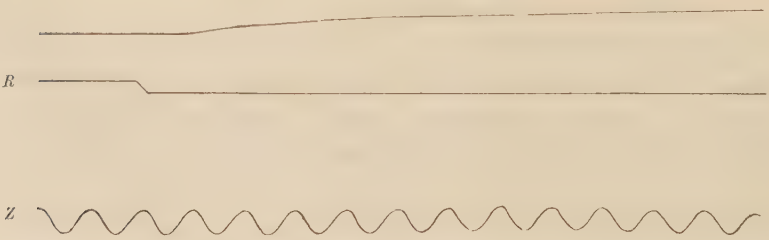

Fig. 30. Soleuskurve der Ratte. R = Reizkurve. Z = 0,01 Sek. F.-S 10 g. Stadium der Latenz 0,01 Sek.

b) Zuckung.

Im Gegensatz zu dem Verhalten der Katzenmuskeln zeigt sich hier bei der zahmen und wilden Ratte (sowie auch bei dem Meerschweinchen und Kaninchen, s. unten), dass die Zuckungshöhe des Gastrocnemius diejenige des Soleus um ein Bedeutendes, nämlich hier um das $2^1/_2$—4fache, übertrifft (s. Fig. 31—34).

1. Zahme weisse Ratte.

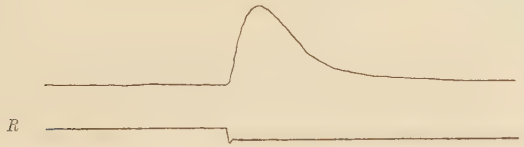

Fig. 31. Isotonische Gastrocnemiuszuckung. F.-S. 10 g. R.-A. 20 cm. $^1/_5$ Sek. = 20 mm.

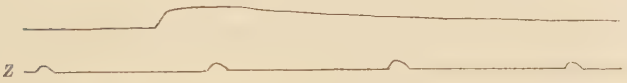

Fig. 32. Isotonische Soleuszuckung. R.-A. 20 cm. F.-S. 10 g. $Z = ^1/_5$ Sek.

2. Wilde graue Ratte.

Fig. 33. Isotonische Gastrocnemiuszuckung. R.-A. 20 cm. F.-S. 10 g. $Z = ^1/_5$ Sek.

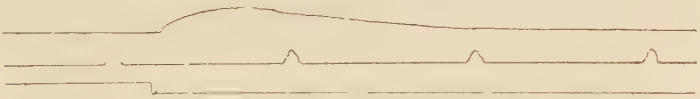

Fig. 34. Isotonische Zuckung des Soleus. R.-A. 20 cm. F.-S. 10 g. $Z = ^1/_5$ Sek.

Es betragen hiernach:

	Zuckungshöhe,	wahre Verkürzung
Zahme weisse Ratte:		
Gastrocnemius . .	10 mm	3,3 mm
Soleus	2,5 mm	0,83 mm
Wilde graue Ratte:		
Gastrocnemius . .	8 mm	2,6 mm
Soleus	3,5 mm	1,16 mm

Was die Zuckungsdauer anbetrifft, so ergeben sich aus vorstehenden Myogrammen folgende Werte:

	Gesamtzuckungsdauer	Anstieg	Abstieg
Zahmes Tier:			
Gastrocnemius . .	0,14 Sek.	0,02 Sek.	0,12 Sek.
Soleus	0,26 „	0,04 „	0,22 „
Wildes Tier:			
Gastrocnemius . .	0,16 „	0,04 „	0,12 „
Soleus	0,32 „	0,08 „	0,24 „

Man sieht, dass auch hier wie bei der Katze die Zuckung des Soleus zirka die doppelte Zeit braucht als die des Gastrocnemius; ebenso ist die Gesamtzuckungsdauer der Rattenmuskeln ungefähr gleich jener der Katzenmuskeln. Ein Unterschied gegenüber dem bei der Katze gefundenen besteht darin, dass der Abstieg bei beiden Muskeln fast stets um sehr viel länger (um das 3 bzw. $5^1/_2$fache) ist als der Anstieg, während bei der Katze ein Verhältnis von An- und Abstieg herrschte wie 1 : 3 bzw. 1.

Der Grund von diesem quantitativ abweichenden Verhalten der Rattenmuskeln gegenüber den Muskeln der Katze ist wohl in der grösseren Schädigung infolge zu starker Abkühlung durch die relativ grössere Oberfläche der kleinen Rattenmuskeln zu suchen. Die grössere Dauer des Abstiegs einer Zuckungskurve ist ja ein bekanntes Merkmal einer Ermüdung, bzw. Schädigung.

c) Tetanus.

Wie aus den folgenden Kurvenbildern ohne weiteres erhellt, verhalten sich auch beim Tetanus die beiden Muskeln durchaus typisch und beim zahmen wie wilden Tier vollkommen gleich.

1. Zahme weisse Ratte.

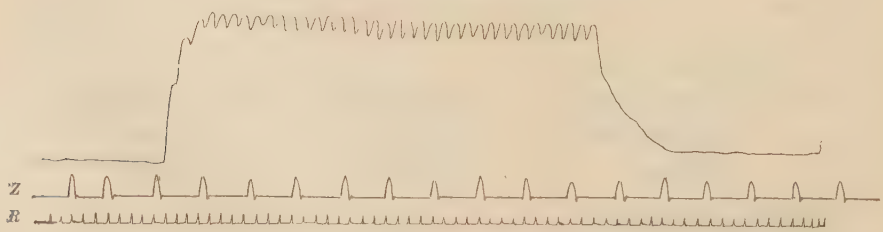

Fig. 35. Isotonischer Gastrocnemiustetanus. R.-A. 22 cm. R.-F. ca. 22 pro Sekunde. $Z = {}^1/_5$ Sek.

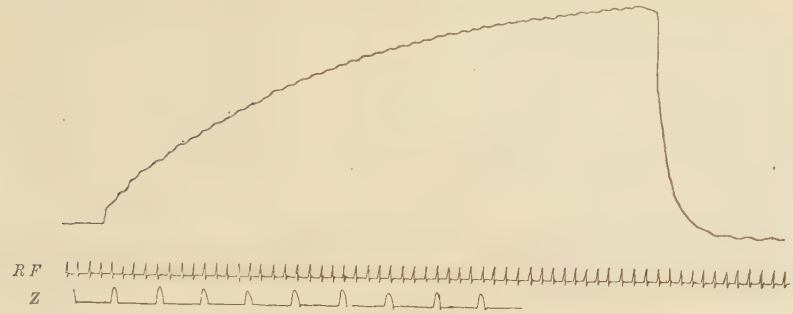

Fig. 36. Isotonischer Soleustetanus. R.-A. 20 cm. R.-F. ca. 22 pro Sekunde. $Z = 1/5$ Sek.

2. Wilde graue Ratte.

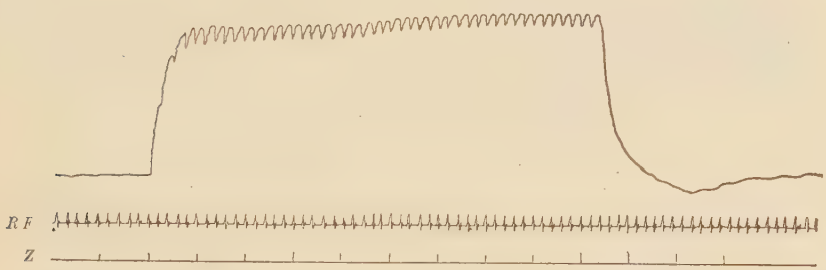

Fig. 37. Isotonischer Gastrocnemiustetanus. R.-A. 15 cm. R.-F. ca. 24 pro Sekunde. $Z = 1/5$ Sek.

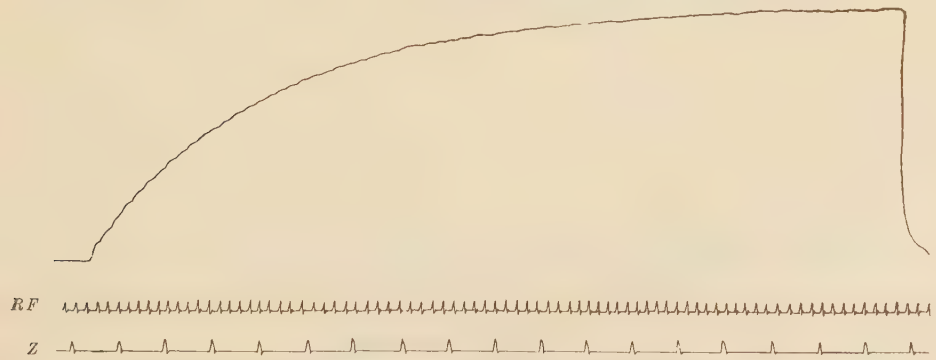

Fig. 38. Isotonischer Soleustetanus. R.-A. 15 cm. R.-F. ca. 24 pro Sekunde. $Z = 1/5$ Sek.

Bei beiden Gastrocnemien bemerkt man, dass sich drei Zuckungen im Anstieg übereinander setzen, dass dann aber ein weiteres Ansteigen der Kurve nicht oder wie in Fig. 37 kaum erfolgt, sondern

dass der Muskel ziemlich ausgiebige Zacken in mittlerer Höhe aufzeichnet, welche aber nahezu unverändert beibehalten wird.

Ganz anders der Soleus. Er zieht sich bei der gleichen Reizfrequenz vom ersten Beginn der Kurve an ganz gleichmässig und allmählich zusammen und erreicht schliesslich eine viel stärkere Zusammenziehung als der Gastrocnemius. Dabei ist namentlich in Fig. 36 gut zu sehen, wie sich die einzelnen Zuckungen aufeinander aufbauen. Weniger deutlich und nur in ihrem Anfang zeigt diese Wellen auch die Fig. 38. Hier wird der Tetanus sehr bald tonisch.

3. Versuche an Meerschweinchen.

a) Latenz.

Auch bei diesen Tieren fand ich die Latenzen des roten und weissen Muskels einander ziemlich gleich, nämlich etwa gleich 0,01 Sek., wie folgende Beispiele beweisen.

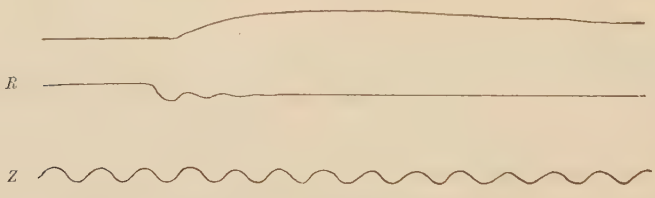

Fig. 39. Gastrocnemiuszuckung des Meerschweinchens. R = Reizkurve. Z = 0,01 Sek. F.-S. 20 g. Stadium der Latenz nahezu 0,01 Sek.

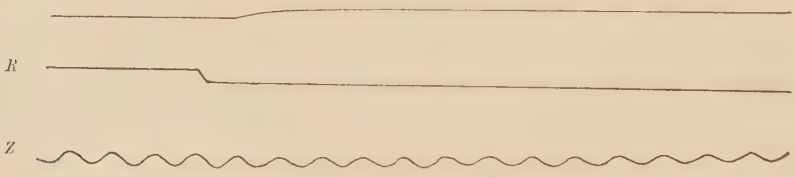

Fig. 40. Soleuszuckung des Meerschweinchens. R = Reizkurve. Z = 0,01 Sek. F.-S. 20 g. Stadium der Latenz 0,01 Sek.

b) Zuckung und Tetanus.

Etwas Neues bieten die folgenden Bilder ebenfalls nicht; sie zeigen nur aufs deutlichste die stets sich gleichbleibenden Unterschiede in der Wirkungsweise der beiden Muskeln, des Gastrocnemius und des Soleus auch beim Meerschweinchen, nämlich die bedeutend grössere Zuckungshöhe des Gastrocnemius im Vergleich zu der des

Soleus, und das Überwiegen des Soleus über den ersteren beim Tetanus.

Die Zuckungshöhe beträgt für den Gastrocnemius ca. 7 mm (Verkürzung = 2,3 mm), für den Soleus ca. 2,5 (Verkürzung = 0,8 mm). Die Zuckungsdauer ist für den Gastrocnemius = 0,12 Sek., für den Soleus = 0,60 Sek. Sonach ist die Zuckungshöhe des Gastrocnemius etwa 3 mal so gross als die des Soleus, die Zuckungsdauer dagegen etwa 5 mal so kurz (vgl. Fig. 41 und 42 sowie 45 und 46).

Fig. 41. Isotonische Gastrocnemiuszuckung. R.-A. 21 cm. $Z = 1/5$ Sek.

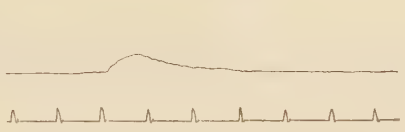

Fig. 42. Isotonische Soleuszuckung. R.-A. 21 cm. $Z = 1/5$ Sek.

Fig. 43. Isotonischer Gastrocnemiustetanus. R.-A. 21 cm. R.-F. ca. 17 pro Sekunde. $Z = 1$ Sekunde.

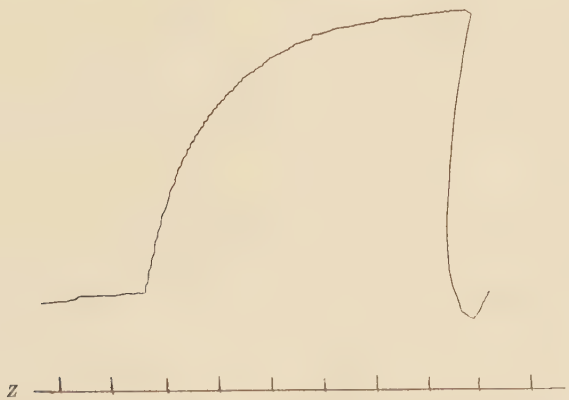

Fig. 44. Isotonischer Soleustetanus. R.-A. 21 cm. R.-F. ca. 17 pro Sekunde. $Z = 1$ Sekunde.

Auch die Tetani der beiden Muskeln verhalten sich durchaus ähnlich wie die Tetani bei den schon früher erwähnten Tieren. Die

Kurve des schnellen Muskels steigt wenig in die Höhe und bleibt dann zitternd auf dieser Höhe stehen (s. Fig. 43 und 47); die des roten dagegen steigt sozusagen fortwährend aufwärts und erreicht demzufolge auch eine viel bedeutendere — oft 4 mal so grosse — Höhe (vgl. Fig. 44 und 48).

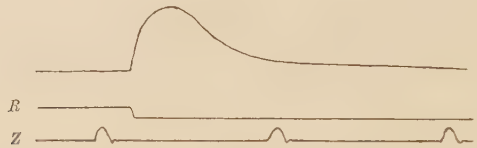

Fig. 45. Isotonische Gastrocnemiuszuckung. R.-A. 19 cm. $Z = 1/5$ Sek.

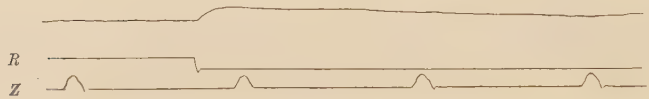

Fig. 46. Isotonische Soleuszuckung. R.-A. 19 cm. $Z = 1/5$ Sek.

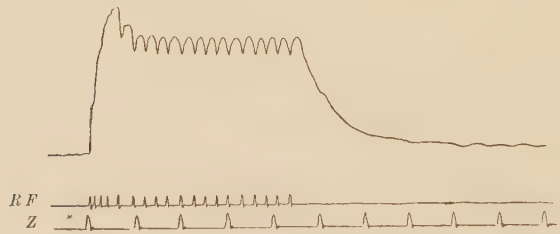

Fig. 47. Isotonischer Gastrocnemiustetanus. R.-A. 19 cm. R.-F. ca. 20 pro Sekunde. $Z = 1/5$ Sek. Im Anfang etwas unregelmässiger Gang des Hammers.

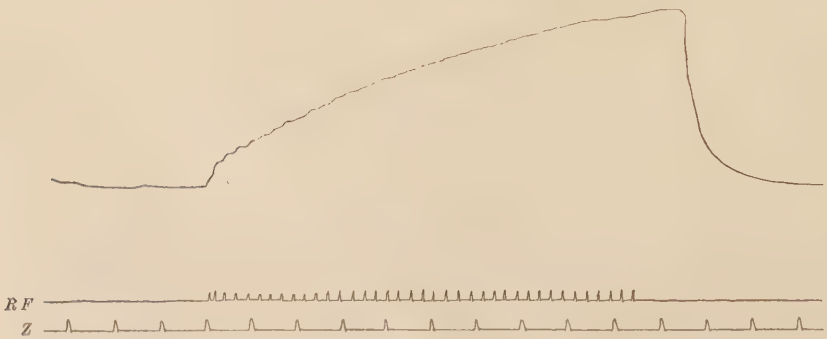

Fig. 48. Isotonischer Soleustetanns. R.-A. 19 cm. R.-F. ca. 20 pro Sekunde. $Z = 1/5$ Sek.

4. Versuche an Kaninchen.

Ich gehe nun zuletzt zu der Besprechung meiner Versuche am Kaninchen über, dem Tier, bei welchem schon seit langer Zeit rote und weisse Muskeln bekannt sind. Nach Ciaccio[1]) nämlich erwähnt sie Lorenzini bereits 1678, desgleichen gedenkt ihrer Cuvier in seinen Leçons d'anatomie comparée und Krause beschreibt sie genauer, auch histologisch, in seiner „Anatomie des Kaninchens". Aber erst Ranvier lehrte uns auch ihre physiologische Verschiedenheit.

Dass sich bei meinen Versuchen das Kaninchen als sehr wenig geeignetes Versuchstier für dergleichen Experimente zeigte, habe ich oben schon erwähnt, möchte aber nochmals hervorheben, dass es mir unter den vielen angestellten Versuchen (an älteren wie jüngeren Tieren) nur sehr selten gelang, einigermaassen brauchbare Kurven zu erhalten; es war fast Glückssache. Besonders zeigte sich dabei der Soleus als ausserordentlich empfindlich gegen Schädigungen irgendwelcher Art, was ich aus dem Grund anzuführen nicht unterlassen möchte, da in der Literatur (z. B. von Paukul) meist angegeben wird, dass der weisse Muskel schneller geschädigt werde als der rote. Auch bei den übrigen von mir untersuchten Tieren fand ich stets, dass, wenn ein Muskel versagte, es ausnahmslos der rote Soleus war. Ebenso fand Basler[2]) bei seinen Versuchen über das Absterben verschiedener Muskeln, dass bei Kaninchen, Katzen und Meerschweinchen bei 45° C. stets der Soleus zuerst abstarb, d. h. seine Reizbarkeit einbüsste, und erst lange nachher der Gastrocnemius. Desgleichen sind nach Grützner und Basler die trüben, dünnen Muskelfasern des Frosches, welche den roten, langsam zuckenden der Warmblüter entsprechen, viel leichter zu schädigen als die den schnellen Muskeln entsprechenden dicken Fasern.

Nach dieser kleinen Abschweifung und Ergänzung zu früher Gesagtem wende ich mich zunächst zu meinen Versuchen über die Latenz.

---

1) Ciaccio, La scoperta dei muscoli rossi e bianchi del coniglio rivendicata a Stefano Lorencini, Rendiconto delle Sessioni della R. Accademia delle Scienze dell' Istituto di Bologna. Nuova Seria vol. 3 p. 115. 1898. (Mir nicht zugänglich.)

2) A. Basler, Über die Art des Absterbens verschiedener quergestreifter Muskeln bei erhöhter Temperatur. Inauguraldissertation Tübingen 1902, woselbst auch die ältere Literatur zu finden ist.

a) Latenz.

Auch bei diesem Tier fand ich (in Übereinstimmung mit Paukul und im Gegensatz zu Ranvier) die Latenz des Soleus = der des Gastrocnemius nämlich 0,01 Sek., wie die folgenden Myogramme ausweisen.

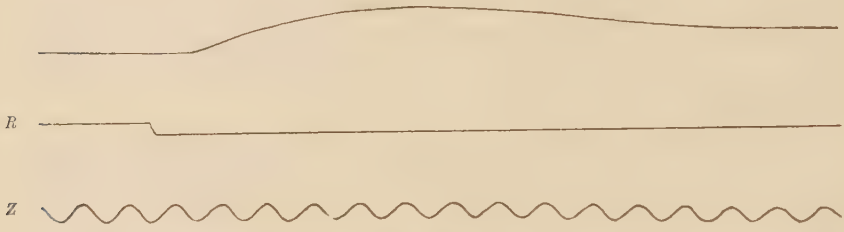

Fig. 49. Gastrocnemiuszuckung vom Kaninchen. R = Reizkurve. Z = 0,01 Sek. F.-S. 20 g. Stadium der Latenz 0,01 Sek.

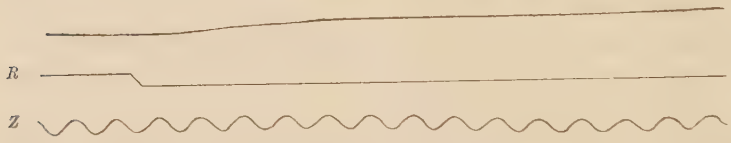

Fig. 50. Soleuszuckung vom Kaninchen. R = Reizkurve. Z = 0,01 Sek. F.-S. 20 g. Stadium der Latenz 0,01 Sek.

b) Zuckung.

Wie nun die beiden folgenden Kurven zeigen, stehen beide Muskeln, der rote wie der weisse, an Höhe sogar denen des Meerschweinchens, das ja auch wenig ausgiebige Kontraktionen bot, nach, obwohl die Kaninchenmuskeln viel massiger, d. h. länger und dicker sind als jene vom Meerschweinchen.

Fig. 51. Isotonische Gastrocnemiuszuckung. R.-A. 7 cm. Z = 1/5 Sek. F.-S. 20 g.

Fig. 52. Isotonische Soleuszuckung. R.-A. 7 cm. Z = 1/5 Sek. F.-S. 20 g.

Der Soleus erhebt sich dabei kaum 1,5 mm über die Abszisse (wahre Verkürzung = 0,5 mm), und diese Bewegung geschieht nur ganz langsam. Der Gastrocnemius hält sich etwas besser und steigt ca. 5 mm (wahre Verkürzung = 1,66 mm) hoch. An der Spitze der Kurve bemerkt man einen kleinen Absatz, über dessen Ursprung ich Sicheres nicht anzugeben weiss. Man könnte vielleicht daran denken, dass diese erste rasch aufsteigende Zacke von den rein weissen Fasern des Muskels verursacht wird, die folgende langsamere Erhebung aber von den im Gastrocnemius auch vorkommenden roten Fasern, welche erst später das Maximum ihrer Zuckung erreichen. Dass auch der Gastrocnemius rote Fasern enthält, spricht Grützner schon in seiner Veröffentlichung in der Breslauer ärztlichen Zeitschrift 1887 aus.

Was die Zuckungsdauer anlangt, so beträgt dieselbe für den Gastrocnemius ca. 0,15 Sek. (davon der Anstieg = 0,05 Sek., der Abstieg = 0,1 Sek.); die des Soleus ist nicht sicher zu bestimmen, schätzungsweise ca. 0,6 Sek. (Anstieg ca. 0,15, Abstieg 0,45 Sek.), da sich die Kurve nur ganz allmählich der Abszisse nähert.

Das Verhältnis des Anstiegs zum Abstieg ist ungefähr 1 : 2 beim Gastrocnemius, beim Soleus annäherungsweise 1 : 3.

c) Tetanus.

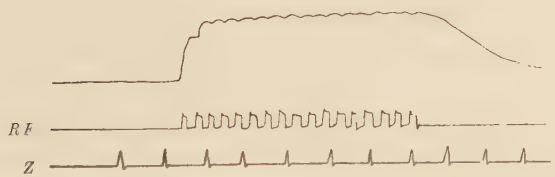

Fig. 53. Isotonischer Gastrocnemiustetanus. R.-A. 7 cm. R.-F. = 15 pro Sekunde. $Z = 1/5$ Sek.

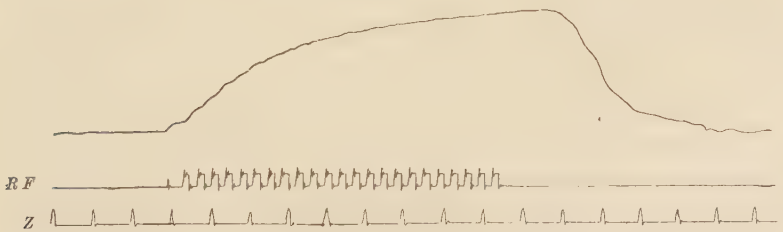

Fig. 54. Isotonischer Soleustetanus. R.-A. 7 cm. R.-F. = 15 pro Sekunde. $Z = 1/5$ Sek.

Die Tetani der beiden Muskeln sind wieder ganz typisch. Schnell steigt der Gastrocnemius zu seiner höchsten Höhe und erreicht sie nach den beiden ersten Reizen, deren Wirkungen sich in einer grösseren ersten und einer kleineren zweiten Zuckung bzw. Zacke ausprägen. Dann erst verbleibt er zitternd in dieser Höhe, in der Kurve 10 mm über der Nullinie. Langsam dagegen und andauernd erhebt sich die Kurve des Soleus, die erst nach 24 Reizen ihre höchste Höhe von etwa 17 mm erreicht. Der Soleus leistet somit im Tetanus ca. das 6 fache der Zuckung, der Gastrocnemius dagegen nur das Doppelte.

5. Verhalten der Muskeln beim Hund.

Nachdem ich, wie die vorausgegangenen Versuche lehren, bei sämtlichen von mir untersuchten Tieren anatomisch und physiologisch voneinander trennbare Gastrocnemii und Solei gefunden hatte, ging ich selbstverständlich daran, auch beim Hunde die nämlichen Muskeln zu untersuchen; ich glaubte, dass sie denen eines anderen Fleischfressers, nämlich denen der Katze, gleichen würden. Da erlebte ich denn die Überraschung, dass beim Hund überhaupt kein Soleus weder anatomisch noch physiologisch (durch probeweises Anlegen der Elektroden an verschiedene Partien der in Frage kommenden Muskelgruppen) aufzufinden war und also analoge Versuche wie die bisherigen nicht angestellt werden konnten. Man sah allerdings an der den Gastrocnemius repräsentierenden Muskelmasse beim Anlegen der Elektroden an einigen umschriebenen Stellen unter den übrigen schnell zuckenden langsam sich kontrahierende Faserpartien, aber eine bestimmte Muskelfasergruppe, die dem Soleus wenn auch nur physiologisch hätte entsprechen können, war nicht aufzufinden. Nach Ellenberger und Baum[1]) fehlt auch tatsächlich der Soleus dem Hunde.

6. Farbe der Muskeln.

Bezüglich des Vorkommens von „roten“ und „weissen“ Muskeln bei meinen Versuchstieren möchte ich noch folgende Bemerkungen machen. Bei sämtlichen[2]) von mir untersuchten Tieren (Katzen,

1) W. Ellenberger und H. Baum, Anatomie des Hundes S. 255. 1891.

2) Beim Hunde konnte ich keinen Farbenunterschied der oben beschriebenen langsam zuckenden Muskelfasergruppen von den schnell zuckenden wahrnehmen. Die ersteren sind eben nur in so geringer Zahl vorhanden, dass ihre Farbe wohl durch die Masse der anderen verdeckt wird. Herr Prof. v. Grützner teilt mir übrigens mit, dass auch beim Hunde bei gewissen Muskeln dergleichen, wenn auch geringe Farbenunterschiede zu sehen sind.

Ratten, Meerschweinchen, Kaninchen) fand sich ein Unterschied in der Färbung des Gastrocnemius und Soleus, und zwar derart, dass der Soleus durchweg dunkelrot, der Gastrocnemius dagegen entweder wie beim Kaninchen und Meerschweinchen fast weiss war, bei Katzen und Ratten nur eine hellere Nuance von Rot aufwies. Vorhanden war dieser Farbenunterschied stets, wenn man auch besonders bei letztgenannten Tieren genau zusehen musste.

Damit stimmt vollkommen überein jene Beobachtung von Ernst Meyer, dass der Semitendinosus beim Hasen ihm etwas „dunkler" erschienen sei als die Adductoren; er dachte freilich nicht daran, dass dies der gesuchte charakteristische Farbenunterschied sein könne.

Hier anschliessend möchte ich auch noch die Beobachtung anführen, welche ich an Muskeln des Rehs gelegentlich machen konnte, dass nämlich auch bei diesem Tier ein Unterschied, allerdings ein recht geringer, in der Färbung bzw. in der verschiedenen Dunkelheit des Rots des Gastrocnemius und Soleus zu sehen war; dabei spielte das Rot des Gastrocnemius etwas ins Bräunlich-gelbe, jenes des Soleus mehr ins Bläulich-violette. Die Beobachtung wurde auch durch ganz vorurteilsfreie Zeugen bestätigt.

Auf die Frage nach dem Zusammenhang von Farbe und Funktion verweise ich auf das früher Gesagte (s. S. 10) und bemerke nur noch, dass die langsamen Muskeln, welche im Tetanus so Gewaltiges leisten, und die man Haltungsmuskeln nennen könnte, weil sie ein Glied in starker Spannung festhalten, viel Sarkoplasma besitzen, während die schnellen Zuckungsmuskeln daran ärmer sind. Am deutlichsten sieht man den Unterschied in der Verwendung dieser beiden Muskelarten, wie Richet[1]) treffend hervorhebt, beim Krebs. Die Scherenmuskeln dieses Tieres müssen die Scherenarme fest zusammenpressen und zusammengepresst halten, damit ihnen der gefasste Raub nicht entgeht. Die Schwanzmuskeln haben dagegen den Schwanz im Wechsel schnell hin und her zu bewegen und dadurch das ganze Tier in Bewegung zu versetzen.

C. Zusammenfassung der Resultate und Schlussfolgerungen.

1. Die beiden Muskeln, Gastrocnemius und Soleus, verhalten sich bei sämtlichen von mir untersuchten Tieren — älteren und jüngeren, wilden oder zahmen — in bezug auf Latenz, Zuckungsdauer, Zuckungsform, Tetanusform und Tetanushöhe vollkommen gleich-

1) Ch. Richet, s. oben S. 11.

artig; nur die Zuckungshöhe macht eine Ausnahme, insofern nämlich bei der Katze die des Soleus jene des Gastrocnemius übertrifft, während bei allen anderen Tieren stets das Gegenteil der Fall ist. Dagegen übertrifft bei diesem Tier die Spannung des Gastrocnemius bei der Zuckung wieder jene des Soleus.

2. Die sonstigen Unterschiede im physiologischen Verhalten zwischen Gastrocnemius und Soleus bleiben ganz typisch und konstant, mag die Kraft der Muskeln noch so verschieden sein (cf. Katze und Kaninchen), und zwar sind dies die folgenden:

a) Es hebt (mit oben erwähnter Ausnahme) bei der Zuckung der Gastrocnemius ein und dasselbe Gewicht ca. 3—4 mal so hoch als der Soleus. Das Verhältnis der Zuckungsdauer von Gastrocnemius und Soleus ist bei allen Tieren ungefähr 1 : 2—3. Dabei spielt besonders beim Kaninchensoleus die Schädigung eine ziemlich erhebliche Rolle, wie aus dem langsamen Abstieg der Kurven zu ersehen ist.

b) Einigen Schwankungen ist bei den verschiedenen Tieren das Verhältnis der Tetanushöhen zu der Grösse der Muskeln unterworfen, das je nach der Art der einzelnen Muskeln und nach den verschiedenen äusseren Bedingungen (wie Blutverlust, Abkühlung usw.) in quantitativer Hinsicht oft nicht unbedeutend variiert.

Konstant ist jedoch, dass bei allen Tieren der Soleus im Tetanus bei gleicher Reizfrequenz und gleicher Reizstärke das gleiche Gewicht höher hebt als der Gastrocnemius, und zwar verhalten sich hier die beiden Muskeln der einzelnen Tiere folgendermaassen:

	Gastrocnemius :	Soleus
Katze	1	: $1^3/_4$—6
Ratte	1	: $1^1/_2$
Meerschweinchen .	1	: $1^1/_4$—4
Kaninchen . . .	1	: $1^3/_4$ [1])

1) Diese meine Angaben stimmen mit denen von Grützner beim Kaninchen insofern nicht ganz überein, als dieser (s. o. S. 10) den roten Soleus des Kaninchens im Tetanus, gleich den roten Muskeln aller anderen von mir untersuchten Tiere, ausserordentlich viel (gelegentlich zehnmal) leistungsfähiger fand als den Gastrocnemius. Diese Angelegenheit muss noch weiter genauer untersucht werden. Grützner hat die Muskeln direkt gereizt und die Tiere nicht narkotisiert, während ich stets die indirekte Muskelreizung bei narkotisierten Tieren anwendete. Vielleicht ist durch meine Maassnahmen der rote Soleus stärker geschädigt und nicht in der Gesamtheit seiner Fasern gereizt worden.

c) Die Tetanuskurve des Gastrocnemius ist charakterisiert durch ein schnelles, in wenig Bruchteilen einer Sekunde sich vollziehendes Aufsteigen, welches nach 2—3 Reizen erreicht wird. Dann verbleibt sie nahezu auf dieser Höhe. Bei mittlerer Reizfrequenz allerdings (15—20 Reizen in der Sekunde) geht sie nicht selten etwas herab und zeigt ziemlich grosse Zacken. Bei viel Reizen dagegen (40 und mehr in der Sekunde) steigt sie mehr oder weniger in die Höhe und verliert ihre Zacken. Der Tetanus des Muskels wird tonisch.

Der Tetanus des Soleus dagegen ist ausgezeichnet durch ein ganz kontinuierliches allmähliches Ansteigen der Kurve vom Beginn an bis zum Ende. Zuweilen sieht man diesen Beginn in Form eines etwas grösseren Anstiegs, während die später folgenden, sich aufeinander aufsetzenden Zuckungen kleiner sind, gegen das Ende hin immer kleiner werden und schliesslich verschwinden. Der Tetanus des Soleus ist schon bei viel geringerer Reizfrequenz als der des Gastrocnemius vollkommen glatt.

3. Die bemerkenswerteste und sicherlich auffallendste Tatsache, welche bei meinen Versuchen sich ergab, ist unstreitig diejenige der ungefähren Gleichheit der Latenz für den roten und weissen Muskel. Bei beiden beträgt sie tm Mittel 0,01 Sek.

Diese überraschende Beobachtung steht im schroffsten Widerspruch mit fast allen bisherigen Angaben, namentlich denjenigen von Ranvier, wobei allerdings zu bemerken sein dürfte, dass wohl nur Ranvier direkte Untersuchungen über die Latenz der Zuckungsdauer der roten Kaninchenmuskeln gemacht hat und diese seine an und für sich sehr wahrscheinliche Angabe von den übrigen Forschern — mit Ausnahme von Paukul — einfach übernommen worden ist.

Dass in meinen Untersuchungen keine Fehlerquellen das Ergebnis beeinflussen, zeigen einmal schon die nahezu völlige Übereinstimmung sämtlicher Latenzwerte bei allen Tieren, anderenteils die vielfachen Kontrollversuche, die ich selbstverständlich anstellte. An der Tatsache selbst kann also ein Zweifel nicht erhoben werden.

Es drängen sich nun folgende Fragen auf:

I. Wie kam Ranvier zu den von ihm gefundenen, um das $4^1/_2$—9fache abweichenden Werten der Latenz des roten gegenüber der des weissen Muskels? Woher rühren überhaupt die auffällig verschiedenen Angaben über die Latenzdauer der roten Muskeln?

II. Wie sind jetzt bei der doch sicher bestehenden Latenzgleichheit beider Muskeln Erscheinungen zu erklären, zu deren Deutung früher die Verschiedenheit der Latenz herangezogen wurde?

Bezüglich der Beantwortung der ersten Frage (I) kann wohl kaum ein anderes Moment in Betracht kommen als die Abweichungen in der Zuckungsform des roten Muskels gegenüber der des weissen beim Kaninchen und die hierfür nicht ganz geeignete Versuchsanordnung Ranvier's.

Mit der pince myographique misst man die Verdickung des Muskels, die natürlich ausserordentlich viel kleiner ist als seine Verkürzung. Wenn nun schon diese bei den langsamen Muskeln des Kaninchens infolge einmaliger Reizung höchst unbedeutend ist und sich ganz langsam vollzieht, so ist es klar, dass die noch langsamere Verdickung kaum von ihrem ersten Anbeginn an sich wird bemerkbar machen können. Nur von dem Augenblick an, in welchem der Muskel eine nennenswerte Verkürzung bzw. Verdickung erreicht hat, wird dieselbe von den meisten Instrumenten angezeigt. Daher wohl die Angabe Ranvier's von der langen Latenz der roten Kaninchenmuskeln.

Andere Einflüsse, welche nach Tigerstedt eine Verschiedenheit der Latenz bedingen können, fallen wohl von selbst weg; es wären dies: verschiedene Reizstärke, verschiedenartiger Reiz (konstanter oder Induktionsstrom), verschiedene Belastung und Anfangsspannung (von 4—200 g Belastung ca. 0,001 Sek. Latenzzunahme), Temperaturdifferenzen (von 12° C. bis über 20° Latenzabnahme um 0,002 Sek.). Es ist klar, dass diese geringfügigen Latenzänderungen die angegebenen grossen Latenzverschiedenheiten nicht bewirken können.

Diese Angaben Tigerstedt's beziehen sich zwar auf den Froschgastrocnemius, ich glaube jedoch nicht, dass bei den Warmblütermuskeln prinzipiell andere Verhältnisse obwalten als bei Kaltblütern. Untersuchungen über diese Dinge liegen bekanntlich leider nicht vor.

Wenn Paukul die Latenz der „langsam zuckenden Muskeln je nach der Dauer des gesamten Zuckungsverlaufes zwischen 0,015 bis 0,04 Sek." schwankend findet, so ist wohl daran wesentlich der Umstand schuld, dass die von ihm untersuchten Muskeln nicht immer vom ersten Anbeginn der Zuckung an gespannt waren, sondern dass er, wie er selbst sagt, häufig an „überlasteten" Muskeln gearbeitet

hat. Es ist aber technisch überaus schwer, ja an irgendwie kompliziert gebauten Muskeln (wie Grützner schon anderweitig ausgeführt hat) geradezu unmöglich, alle ihre Fasern in eine gleichmässige Spannung zu versetzen. Bleiben nun mehrere Fasern schlaff, so wird, wie leicht begreiflich, das messbare Stadium der Latenz in unübersehbarer Weise oft sehr bedeutend verlängert. „An isotonisch sich kontrahierenden (roten) Muskeln, sagt Paukul in Übereinstimmung mit meiner Angabe, näherte sich die Zeit der Latenz mehr derjenigen der schnell zuckenden Muskeln und dauerte 0,01 bis 0,015 Sek." Es liegt auf der Hand, dass die kurzen Latenzen die richtigen sind, die langen aber oft die falschen sein können.

Beachtenswert scheint mir noch die von Richet[1]) gefundene Tatsache, dass Muskeln (des Krebses), welche namentlich infolge einer schwachen Reizung in höherer Erregbarkeit sich befinden, ausserordentlich kurze Latenzen zeigen.

Betreffend die zweite Frage (II), wie eine Reihe offenbar richtiger Beobachtungen durch die offenbar unrichtige Angabe von Ranvier von der überaus langen Latenz der roten Muskeln ihre Erklärung finden konnten, sei folgendes bemerkt.

Eine längst bekannte, zuerst wohl von Funke näher beschriebene Erscheinung an Muskelkurven sind die zweigipfeligen Kurven, die Nasen, wie sie Funke nannte. Man schenkte ihnen anfänglich keine weitere Beachtung, bis Tigerstedt[2]) und andere anknüpfend an die Angaben von Grützner über das Vorkommen verschiedenartiger (langsamer und schneller) Fasern in fast jedem einzelnen Muskel derartige zweigipfelige Kurven, so wie es bereits Grützner für einige dieser Kurven getan hatte, als den Ausdruck der getrennten Tätigkeit dieser beiden Muskelarten auffassten.

Dazu möchte ich, indem ich da namentlich eine Ansicht von Herrn Prof. v. Grützner wiedergebe, bemerken, dass sicher nicht jede zweigipfelige Kurve diese Ursache hat[3]), und dass ferner vor allen Dingen die Latenzdauer dieser beiden Muskeln auf die Gestalt der „gemischten" Kurve, um diesen kurzen Ausdruck zu gebrauchen, einen sehr viel geringeren (ja unter Umständen verschwindenden)

1) A. a. O. S. 55.

2) A. a. O. S. 198 u. ff.

3) Vgl. J. Carvallo et G. Weiss, De l'action de la vératrine etc. Journ. de physiol. et de pathol. générale 1899.

Einfluss hat als der Verlauf und die Grösse des Anstiegs. Ziehen sich die roten Muskelanteile nur langsam und wenig zusammen, so werden sie die Gestalt der Kurve der weissen Anteile gar nicht oder kaum beeinflussen; ist ihre Zusammenziehung dagegen eine bedeutende, so wird eben, ganz unabhängig von der Dauer der Latenz, eine zweite Erhebung der ersten nachfolgen. Denken wir uns z. B. in Fig. 7 die übereinandergezeichneten Kurven des weissen Gastrocnemius und des roten Soleus der Katze verschmolzen, so hätten wir eine derartige zweigipfelige Kurve, obwohl die Latenz beider Muskeln nahezu die gleiche ist und 0,01 Sek. beträgt. Entscheidend ist bei diesen Summationen, wie gesagt, nicht die Dauer der Latenz, sondern die Form des Anstiegs. Deshalb können die Tigerstedt'schen Kurven, obwohl die schnellen und langsamen Froschmuskeln wahrscheinlich nahezu die gleiche Latenz haben, doch derartig gemischte Kurven sein. (Über die Latenz dieser beiden Faserarten beim Frosch liegen übrigens meines Wissens gar keine Untersuchungen vor.)

Auch die von Grützner in Rösner's[1]) Arbeit mitgeteilten zweigipfeligen Verdickungskurven des menschlichen Wadenmuskels bei Reizung des Nervus tibialis können ihre alte, ihnen von Grützner gegebene Deutung behalten, auch wenn die Latenzzeit des Soleus und Gastrocnemius einander gleich wären, was sie wahrscheinlich sind. Denn auf Grund meiner Untersuchungen beträgt die Anstiegszeit der Soleuskurve bei der Katze $^1/_{10}$—$^1/_5$ Sek. Gerade so lange Zeit liegt aber auch bei der doppelgipfeligen Wadenmuskelkurve des Menschen der zweite Gipfel hinter dem Beginn des Anstiegs. Die Kurve Fig. 2 in besagter Arbeit würde ganz der kombinierten Kurve 7*b*, welche von der Katze herrührt, ähnlich sein.

Schliesslich noch ein Wort über die Bestimmung der Latenzzeit bei unmittelbarer elektrischer Reizung des mässig gespannten Muskels. Wenn bei diesen Versuchen die Latenzzeit derselben Muskeln oft sehr verschieden gefunden wird, so wird dies, worauf auch Tigerstedt[2]) hinweist, sicherlich bedingt sein durch die Reizung verschiedenartiger Muskelanteile (schneller oder langsamer) in einem

1) A. Rösner, Über die Erregbarkeit verschiedenartiger, quergestreifter Muskeln. Dissertation Tübingen 1900, und Pflüger's Arch. Bd. 81 S. 105. 1900.
2) A. a. O. S. 206.

und demselben Muskel. Es kann aber noch etwas Zweites, worauf mich Herr Prof. v. Grützner aufmerksam gemacht hat, hinzukommen, und das ist das Folgende. Wenn ein ausreichend langer, senkrecht hängender aber unregelmässig gebauter Muskel, wie der Gastrocnemius elektrisch gereizt wird und die Elektroden nahe an seinem Ende sitzen, so wird bei Schliessung eines aufsteigenden Stromes die Reizung an der Kathode, also nahe seinem oberen dicken Ende, weit vom Gewicht stattfinden. Hierbei ist das Gewicht mit dem tätigen Muskelanteil gewissermassen durch ein langes, namentlich in seinem untern Teil stark dehnbares, dünnes Band[1]) verknüpft. Hierdurch wird die Hebung des Gewichts verzögert, die Latenz vergrössert. Im zweiten Fall dagegen, bei absteigendem Strom, wo die Reizung nahe dem Gewicht in dem untern, dünnen Teil des Muskels stattfindet, wird dieser zur Kontraktion gebracht und hebt, weil an dem dicken, wenig nachgiebigen Teile hängend, das Gewicht sofort in die Höhe. Die Latenzzeit wird verkürzt.

4. Ein Farbenunterschied zwischen langsamen und schnellen Säugetiermuskeln war stets, wenn auch häufig in sehr geringem Maasse, ausgesprochen. Durch die im wesentlichen anatomische und physiologische Gleichartigkeit derselben Muskeln bei den verschiedensten Tieren ist gezeigt, dass wir eben hier zwei ganz verschiedenartige Muskelarten vor uns haben, die aber nicht infolge von Züchtung oder Ernährung oder sonstigen sekundären Einwirkungen verschieden geworden sind, sondern es von Haus aus sind, die sogenannten Haltungs- und Zuckungsmuskeln, wie sie Grützner zu nennen vorschlägt.

Zum Schluss noch meinen tiefgefühlten Dank meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. v. Grützner, für all die Förderungen, die ich früher als Assistent des Instituts und bei der Anfertigung obiger Arbeit von ihm erfahren durfte.

---

1) Vgl. J. Gad, Über das Latenzstadium des Muskelementes und des Gesamtmuskels. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1879 S. 250.

Lebenslauf.

Ich Heinrich Ernst Fischer bin geboren am 28. Juni 1884 zu Cannstatt in Württemberg als Sohn des Ingenieurs Ernst Fischer und seiner Gattin Pauline geb. Müller. Von 1890—92 besuchte ich die Elementarschule zu Cannstatt, um im Jahre 1892 in das Eberhard-Ludwigs-Gymnasium zu Stuttgart einzutreten, wo ich im Sommer 1902 das Zeugnis der Reife erhielt. Darauf bezog ich im Herbst 1902 die Universität Tübingen, bestand daselbst Ostern 1905 die ärztliche Vorprüfung, studierte noch Sommer 1905 in Tübingen, sodann Winter 1905/6 und Sommer 1906 in Kiel und kehrte Winter 1906/7 wieder nach Tübingen zurück, wo ich im Winter 1907 die ärztliche Staatsprüfung ablegte. Gegenwärtig leiste ich das vorgeschriebene praktische Jahr als Medizinalpraktikant an der Augen-Klinik Tübingen ab.

Pierersche Hofbuchdruckerei Stephan Geibel & Co. in Altenburg.